

HDR Pierre-éric LAURI – soutenue le 18/12/2007 à SupAgro Montpellier
Université des Sciences de Montpellier II

Jury :

Christian Jay-Allemand, Pr Université Montpellier II, Président
Françoise Dosba, Pr, SupAGRO, Montpellier
Monique BODSON, Pr Université de Gembloux, rapporteur
Bertrand NEY, Pr AgroParisTech, rapporteur
Jan TRAAS, DR INRA, ENS LYON, rapporteur

Titre anglais :

Fruit tree architecture – From plant morphology to agronomy

Key words: plant architecture, interactions between architecture and pests and diseases, organogenesis, flowering, branching, hydraulics, apple, latency, bud extinction

Mots-clés : architecture de la plante, interactions architecture - bio-agresseurs, organogénèse, floraison, ramification, hydraulique, pommier, latence, extinction

Résumé : Mon activité de recherche, appuyée par l'encadrement d'étudiants, s'est développée autour d'une thématique centrale, l'analyse architecturale de l'arbre fruitier. Mes travaux, sur pommier essentiellement, ont tout d'abord montré l'intérêt de l'architecture comme outil de caractérisation de la variabilité génétique existante (cultivars). J'ai mis en évidence que les différences variétales de comportement architectural et fruitier pouvaient être bien expliquées par deux caractères discriminants non analysés jusque-là : la mortalité physiologique des rameaux, appelé phénomène d' « extinction », et l'aptitude au retour à fruit d'une année à la suivante sur le même rameau. Une relation positive a été mise en évidence entre ces deux phénomènes : les cultivars à forte extinction ont en général une forte aptitude au retour à fruit. Par ailleurs il a été montré que la longueur d'un rameau conditionne la probabilité de floraison terminale et, en cas de floraison, la taille de l'inflorescence et son aptitude à la nouaison. La succession temporelle des événements joignant la formation d'un méristème à son fonctionnement pluri-annuel apparaît donc comme un système hautement intégré et à déterminisme précoce. Nos résultats suggèrent une régulation fonctionnelle et dynamique entre le nombre de bourgeons en croissance dans une architecture et leurs potentiels organogénétiques individuels. Ils nous ont conduit à formuler des hypothèses sur les effets de manipulations expérimentales (ex. taille, arcure) sur l'architecture de l'arbre entier (ex. durée et rythmicité de croissance, probabilité de floraison) et à les tester in horto. Ces travaux constituent la base de collaborations scientifiques pluridisciplinaires sur deux axes principaux. Le premier est l'analyse de l'impact de manipulations sur le climat lumineux intra-arbre et la contribution des différents types de rameaux à l'interception de la lumière. Le second est l'étude des relations entre architecture et ravageurs-maladies. Il permet de hiérarchiser les facteurs, directement ou indirectement liés à l'architecture, explicatifs du développement des bioagresseurs. Ces deux axes de recherche sont le moteur de mon implication dans différents programmes nationaux et internationaux, ainsi que dans des réseaux informels en France et à l'étranger. Mes travaux s'étendent à d'autres espèces, comme le manguier en collaboration avec le CIRAD où le couplage architecture(spatial)/phénologie(temporel) est approfondi. Mon programme scientifique actuel se recentre sur ce qui est à la base de l'édification architecturale de l'arbre, la croissance du rameau et la distribution et la nature de sa ramification axillaire. Il s'appuie sur des collaborations pluridisciplinaires. Dans une première phase la recherche porte sur des rameaux arqués. L'objectif est de mieux appréhender les mécanismes déterminant certains aspects de la ramification à l'interface entre biomécanique (ex. : contraintes liées à l'arcure) et hydraulique (ex. : lien entre conductance hydraulique des tissus xylémiens reliés au bourgeon et organogénèse). Des résultats récents permettent de formuler des hypothèses sur les rôles respectifs des effets mécaniques et environnementaux sur le patron de ramification observé.

**Dossier de candidature au diplôme
d'Habilitation à Diriger des Recherches**

Pierre-Eric LAURI

**Architecture de l'arbre fruitier –
de la morphologie des plantes à l'agronomie**

Document de Synthèse

Activités de recherche

Perspectives

Conclusion

Annexes

- **Annexe 1** : Références citées -
- **Annexe 2** : Acronymes d'organismes et de programmes -

ENCADRE 1 - ARCHITECTURE : NOTIONS DE BASE ET APPORTS PERSONNELS

L'**analyse architecturale** des plantes est la partie de la botanique qui a pour objet la caractérisation de la croissance (ex., rythmicité, direction de croissance), de la ramification (ex., rythmicité) et de la floraison (ex., latérale ou terminale sur les branches principales) du végétal aux étapes successives de sa vie.

Les différentes combinaisons entre ces caractères permettent de définir des stratégies d'occupation de l'espace et ainsi de classer les plantes en 22 **modèles architecturaux**. Chaque modèle peut être décrit, de la germination à la floraison, par la mise en place successive et ordonnée d'**axes** qualifiés de **séquentiels**.

Au sein d'un modèle architectural, chaque espèce peut être définie plus précisément par le nombre de catégories différentes d'axes, les caractères morphologiques et fonctionnelles de celles-ci, et leur rapport les unes aux autres. Initialement appelé diagramme architectural cette architecture élémentaire spécifique à chaque plante est maintenant appelée **unité architecturale**.

La **réitération** est le phénomène par lequel la plante répète tout ou partie de son architecture de base. En arboriculture fruitière, une bonne illustration en est donnée par l'émission d'un « gourmand » apparaissant sur une plaie de taille. Par définition, ce gourmand n'est pas une ramification séquentielle. Il peut reconstituer, si il est laissé en développement libre, un nouvel arbre (reconnaissable par une architecture identique à celle de l'arbre porteur) dans l'arbre initial. Ce nouvel ensemble est appelé **complexe réitéré** ou plus communément **réitération** (ce terme est alors utilisé comme substantif).

Avec l'âge et l'accroissement des dimensions de la plante deux modalités de développement architectural sont observées. Pour un certain nombre d'espèces, le modèle reste relativement bien conservé. Pour d'autres espèces, la croissance s'accompagne de modifications architecturales (ex., redressement progressif de branches initialement à direction de croissance horizontale) aboutissant à une **métamorphose architecturale** de l'arbre entier.

De façon plus générale, l'architecture d'un système ramifié peut être classée en deux états possibles ou **plans d'organisation** : **plan hiérarchisé** avec une différenciation morphologique et fonctionnelle entre les axes, et **plan polyarchique** dans lequel les parties constitutives sont relativement indépendantes entre elles. Cette notion s'avère pertinente pour caractériser la diversité variétale du pommier aux plans morphologiques et fonctionnels (ex., lien avec la régularité de la production^{B3}).

J'ai illustré l'intérêt de l'analyse architecturale sur différentes espèces fruitières : cerisier^{A19} *, pêcher (Lauri, 1991), pommier^{A16}.

M'appuyant sur ces concepts de base j'ai développé dans mon travail de thèse et dans plusieurs publications sur plantes tropicales et tempérées^{A10,A16,A19,A20}, une méthodologie pour caractériser les différentes phases de croissance du végétal et singulièrement la floraison, par la quantification du rapport entre la biomasse foliaire et la biomasse totale de métamères** ou de rameaux entiers. J'ai proposé la « notion d'axialisation » pour décrire ce rapport : une « axialisation faible » ou « forte » se traduit par des valeurs respectivement élevée et faible de ce rapport. Sur arbres fruitiers à polymorphisme axial marqué (ex., pommier, cerisier) cette approche conduit à une **interprétation fonctionnelle de l'architecture**. J'ai montré que la floraison est associée à des rameaux peu axialisés, alors que les rameaux à fort développement végétatif (ex., « gourmand ») sont fortement axialisés. J'ai également montré que cette notion est pertinente pour caractériser les rameaux longs et courts classiquement décrits pour ces espèces. Sur pommier j'ai fait l'hypothèse que les caractéristiques du rameau court décrites dans la littérature (autotrophie plus rapide et rôle trophique important dans les phases précoces de la croissance du fruit) sont liés à une axialisation plus faible. Cette notion, qui rend compte de l'investissement par la plante respectivement dans la surface assimilatrice (source d'assimilats) et le volume axial (puits d'assimilats), suggère que le coût métabolique d'un rameau long est supérieur à celui d'un rameau court. Ce **couplage entre architecture et caractérisation fonctionnelle** des rameaux n'a pas d'implication mécanique ou hydraulique explicites. Il montre toutefois que, dans la discussion sur les **compromis fonctionnels** entre mécanique, hydraulique et interception de la lumière, qui constituent un thème important de la littérature écophysologique actuelle (ex., Percy *et al.*, 2005 ; Taneda et Tateno, 2004), il est important de prendre en compte l'organisation architecturale de l'espèce étudiée (typologie raméale, densité et distribution de la ramification). Celle-ci ne se résout pas à une simple « plasticité architecturale » (Percy *et al.*, 2005).

Quelques références de base :

- Bell, A. 1991. Plant form-An illustrated guide to flowering plant morphology. Oxford University Press, Oxford.
- Edelin, C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux : le concept de Plan d'organisation. Dans L'arbre, biologie et développement – *Editeur* C. Edelin. Naturalia monspeliensia - Actes du 2^{ème} Colloque international sur l'Arbre, Montpellier. Hors-série A7 : 127-154.
- Hallé, F, RAA Oldeman, PB Tomlinson. 1978. Tropical trees and forest. An architectural analysis. Springer Verlag, New York.
- Hallé, F. 2004. Architecture de plantes. JPC éditions, Montpellier.
- Groupe d'Etude de l'Arbre. 2002. Thésaurus de termes de morphologie et morphogenèse des arbres. *Editeur* M. Bonhomme, P Cruiziat, R Rageau. UMR PIAF, Clermont-Ferrand.

* Voir **Travaux et publications**

** Ce terme, hérité du règne animal, désigne chez les végétaux l'ensemble feuille(s), entre-nœud inférieur et formation(s) axillaire(s) (White, 1979)

Ma **formation initiale** de recherche (DEA, Thèse) a porté sur l'**architecture des plantes** (*sensu* Hallé *et al.*, 1978¹). Celle-ci a notamment pour objet d'intégrer l'ensemble des connaissances développées par la botanique classique (morphologie des feuilles, des inflorescences et fleurs, des rameaux etc.) dans le contexte d'un ensemble d'organes en croissance dans le temps et l'espace. Les concepts fondamentaux ont été élaborés durant les années 70 et 80, essentiellement à partir d'études réalisées en milieu forestier et en région intertropicale où, *a priori*, le végétal exprime le mieux ses potentialités. Mon **activité scientifique avant ma prise de fonction à l'INRA** a porté sur la **caractérisation du contexte végétatif associé à la floraison** sur des plantes forestières tropicales d'architectures différentes (**ENCADRE 1**).

L'introduction de l'analyse architecturale dans une problématique d'arbre fruitier en climat tempéré, c'est à dire dans des contextes où les contraintes climatiques et humaines sont fortes, est récente. A l'INRA, elle a été marquée par **mon recrutement en mars 1989**, dans le « Laboratoire d'Arboriculture Fruitière » de l'INRA-ENSA.Montpellier, **sur le profil « Conduite d'un programme de recherche sur l'architecture et les modes de conduite des arbres fruitiers »**. Elle a été renforcée en 1993 par le recrutement d'un CR1, venant de l'AMAP, E Costes, qui a en charge l'animation de notre équipe de recherche en privilégiant l'interface avec les aspects modélisation et simulation de l'architecture, et plus récemment l'approche moléculaire de l'architecture.

L'ensemble de nos travaux s'inscrit dans les missions du département GAP². Notre équipe est référencée AFEF, « Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières », depuis 2001, année de la création de l'UMR BEPC, « Biologie du Développement des Espèces Pérennes Cultivées », intégrée dans l'IFR 127 « Génomique et Biologie Intégrative des Plantes ».

L'équipe AFEF fait partie depuis janvier 2007 de l'UMR DAP, « Développement et Amélioration des Plantes ».

Engager une recherche sur l'**architecture de l'arbre fruitier** demandait tout d'abord d'évaluer la pertinence des concepts existants, d'en élaborer de nouveaux adaptés à ce contexte, et de développer des méthodologies pour **caractériser la variabilité de formes et de comportement fruitier d'arbres**. Cette utilisation de l'architecture pour caractériser une variabilité (ex., entre variétés au sein d'une même espèce) est originale dans la mesure où cette discipline avait initialement pour objectif l'élaboration d'une connaissance synthétique du monde végétal par la recherche d'invariants architecturaux. C'est dans cette perspective que j'ai développé une approche, communément appelée **analyse de la branche fruitière du pommier**. De cadre théorique d'interprétation de la forme végétale, l'architecture devient alors un **outil opérationnel d'analyse de l'organisation spatiale et temporelle de l'arbre à différents niveaux d'intégration**.

L'architecture de l'arbre est le résultat d'un équilibre entre son potentiel génétique et son environnement. En verger, ce dernier est très fortement anthropisé. Ainsi le choix initial du porte-greffe et des distances de plantation, ou les opérations de tailles, modifient fortement la croissance de l'arbre et sa fructification. L'**analyse architecturale des effets de manipulations de conduite** sur la croissance et la fructification de l'**arbre entier** constitue en elle-même un thème de recherche encore peu exploré. C'est pourquoi, sur la base d'hypothèses élaborées à partir de l'analyse de la branche fruitière, j'ai développé des travaux en relation avec l'étude du **microclimat lumineux**. Cette démarche alimente les études sur les relations entre l'**architecture de la frondaison**

¹ Voir **Références citées en Annexe 1**

² Voir définition des **Acronymes en Annexe 2**

<p>NIVEAU D'ETUDE</p> <p>LOCALISATION GEOGRAPHIQUE DE LA COLLABORATION</p>	<p>ACTIVITES DE RECHERCHE</p> <p>ARBRE ENTIER : ARCHITECTURE & FONCTIONNEMENT</p>	<p>PERSPECTIVES</p> <p>POUSSE ARQUEE : RAMIFICATION AXILLAIRE ET HYDRAULIQUE</p>
<p>LOCALE</p>	<p>Architecture / Morphologie : ✚ AFEF</p> <p>Modélisation : ✚ AFEF, VP</p>	<p>Architecture / Morphologie : AFEF</p> <p>Modélisation : ✚ AFEF, VP</p> <p>Histologie : ✚ AFEF, PHIV (IFR 127)</p>
<p>NATIONALE</p>	<p>Architecture / Qualité du fruit / Bio-agresseurs : ✚ UERI</p> <p>Climat lumineux : ✚ PIAF</p>	<p>Biomécanique : ✚ PIAF</p> <p>Hydraulique : ✚ PIAF</p>
<p>INTERNATIONALE</p>	<p>Variabilité génétique / Manipulation de l'arbre / Climat lumineux : ✚ Université Américaine de Beyrouth, Liban</p> <p>Manipulation de l'arbre / Croissance du fruit / Climat lumineux : ✚ AGROSCOPE - Centre de Recherche Agronomique de Changins – Suisse</p> <p><i>Architecture de l'arbre en climat à hiver doux, manipulation :</i> ✚ EMBRAPA, EPAGRI – Brésil</p>	<p>Architecture de la pousse, arcure, hydraulique : ✚ Université Kyung-Hee – Corée du Sud</p> <p><i>Acrotonie, dominance apicale :</i> ✚ Université de Stellenbosch – Afrique du Sud</p> <p><i>Ramification axillaire, floraison en climat à hiver doux :</i> ✚ EMBRAPA, EPAGRI – Brésil</p>

FIGURE 1. Pommier – Architecture et fonctionnement de l'arbre entier & ramification axillaire de la pousse arquée. Thèmes scientifiques travaillés en fonction de l'origine géographique de la collaboration. Les collaborations sont formelles (**en gras** ; co-rédaction de documents, accueil d'étudiants) ou informelles (*en italique* ; échanges scientifiques).

(typologie axiale, dynamique de croissance des pousses) et la **dynamique des maladies et ravageurs**³.

Si l'objet d'étude de l'architecture est par définition la plante entière, la connaissance de l'organisation de la pousse annuelle (ou plus généralement de l'unité de croissance, i.e., phase de croissance entre deux périodes d'arrêt de l'allongement) est le niveau d'intégration sur lequel portent une majorité de mes travaux. Toute manipulation de l'architecture de l'arbre agit *in fine* sur la **ramification de la pousse annuelle** (type de rameaux axillaires, distribution, longueur), soit directement (ex., taille ou arcure de la pousse) soit indirectement (ex., système racinaire). Reprenant des travaux, pour certains déjà anciens (gravimorphisme), et plus récents sur l'hydraulique (conductance hydraulique) et la biomécanique (champs de déformation), j'ai établi l'**intérêt d'une approche pluridisciplinaire des effets d'arcures imposées sur l'organisation architecturale de la pousse**. Je développe mes **perspectives de recherche** sur cette problématique en **interface avec la biomécanique et l'hydraulique** pour lesquels des travaux récents ouvrent des voies originales de recherche.

J'exposerai tout d'abord mes travaux sur branche fruitière, constituant le cœur de ma démarche propre de recherche en **architecture de l'arbre fruitier**. Je détaillerai ensuite les **activités en cours** sur l'arbre entier, à l'interface entre **architecture et fonctionnement**.

Je présenterai enfin mes **perspectives de recherches** sur une approche du **déterminisme de la ramification axillaire de la pousse soumise à l'arcure**.

Ces travaux sont développés au travers de collaborations que je résume en **FIGURE 1**.

L'**espèce-support** est le **pommier** pour laquelle existe un corpus important de connaissances architecturales et physiologiques, et qui représente la première espèce fruitière française pour la production et l'exportation.

³ Cette démarche établit un lien explicite avec des problématiques appliquées que je ne développe pas ici

Synthèse de mes activités de recherche

1 - Enrichissement de l'approche architecturale sur arbre fruitier

1 1 – Problématique de recherche

1 2 – Méthodologie

1 2 1 – *Echelle d'étude*

1 2 2 – *Analyse*

1 3 – Stratégies architecturales propres aux géotypes

1 3 1 – *Fréquences de transition d'un type de fonctionnement à un autre au cours de deux années consécutives*

1 3 2 – *Longueur des rameaux en relation avec la floraison et la fructification terminale*

1 4 – Conclusion : une approche intégrée de la ramification et de la floraison du pommier

2 - Architecture et fonctionnement de l'arbre fruitier

2 1 – L'arbre et sa manipulation, un cadre innovant pour une recherche interdisciplinaire

2 2 – Réorganisation architecturale de l'arbre par les manipulations

2 2 1 – *Des questions de recherche à partir d'une avancée technique, la conduite centrifuge*

2 2 2 – *Incidences sur l'architecture de l'arbre et le microclimat lumineux*

2 2 3 – *Incidences sur les bio-agresseurs*

2 2 4 – *Les effets directs et indirects de la conduite centrifuge*

2 3 - Poursuite des travaux sur l'analyse architecturale et microclimatique des opérations de conduite

2 4 – Poursuite des travaux dans une perspective de modélisation/simulation d'arbre soumis à des manipulations de conduite

Perspectives

Approche du déterminisme de la ramification axillaire de la pousse de pommier soumise à l'arcure – Hypothèse d'une relation entre architecture et hydraulique

1 – Contexte scientifique et pistes de recherche

1 1 – Gravimorphisme et biomécanique

1 2 – Architecture de la pousse

1 3 – Hydraulique et organogenèse

2 – Stratégie

2 1 – Mise en œuvre de l'arcure

2 1 1 – *Arcure et anatomie de la pousse*

2 1 2 – *Cadres topologique et temporel*

2 1 3 – *Découplage entre arcure et orientation de la pousse*

2 2 – Architecture

2 2 1 – *Variabilité génétique*

2 2 2 – *Dynamique de l'organogenèse et viabilité du bourgeon*

2 3 – Relations hydraulique-organogenèse

3 – Extension de la réflexion vers le contrôle moléculaire de la ramification

Synthèse de mes activités de recherche

1 - Enrichissement de l'approche architecturale sur arbre fruitier

Lors de ma prise de fonction, la pauvreté du contexte scientifique sur le thème **architecture de l'arbre fruitier et application à la conduite**⁴ et mon isolement relatif sur ce thème à l'INRA, notamment dans mon département de recherche INRA GAP, m'a conduit à établir une stratégie de recherche en deux étapes :

- **identification d'une problématique agronomique** orientant la recherche,
- **mise au point d'une méthodologie à base architecturale** permettant de répondre à cette problématique.

1 1 – Problématique de recherche

La **réduction de l'alternance**, ou plus largement de l'irrégularité, de production d'une année à la suivante, et l'**augmentation de la qualité intrinsèque du fruit** demeurent deux **objectifs majeurs en arboriculture fruitière**. Ces deux thèmes ouvrent sur des questions de recherche sollicitant différents domaines de compétence, architecture de l'arbre et physiologie (allocations de ressources, hormones) notamment.

Mes choix de recherche se sont basés sur les deux constats suivants, réalisés à partir de la littérature scientifique et technique internationale.

- L'essentiel des travaux portait sur **deux niveaux différents d'intégration**, souvent peu connectés entre eux. À **l'échelle de l'arbre**, une connaissance descriptive, botanique, des différentes espèces. Elle est illustrée, sur les Rosacées fruitières par les études comparatives de la position dans la frondaison et de la structure des rameaux florifères (école allemande de Feucht ; ex., Feucht, 1976), sur le pommier plus spécifiquement par les travaux sur la relation entre l'organogenèse intra-gemmaire automno-hivernale et la transformation florale (ex., Crabbé et Escobedo-Alvarez, 1991 et références citées). À **l'échelle du verger**, une approche physionomique, généralement en lien avec des aspects écophysiologiques. Dans ce cas, seules sont prises en compte des variables générales décrivant l'arbre (ex., forme géométrique de son enveloppe, hauteur, surface foliaire par unité de surface de la projection au sol de la frondaison (LAI⁵)), et les éléments de la structure technique du verger (ex., distances entre arbres, orientation des rangs). L'**arbre** est littéralement une **boîte noire** dont seules les dimensions externes sont connues. Beaucoup de travaux portant sur la **conduite de l'arbre** consistent donc en une **comparaison de formes d'arbres** (palmette, gobelet, formes en V ou en Y), en lien avec le porte-greffe ou le site de plantation. Ces travaux ont des objectifs appliqués et débouchent sur des préconisations de base (ex., distances optimales entre arbres en fonction de la hauteur du verger et de la latitude).

- Les **travaux classiques sur la conduite des arbres** n'apportaient pas de réponses satisfaisantes et durables aux deux objectifs majeurs énoncés ci-dessus. Les modes de gestion de l'arbre en verger résultent davantage d'atavismes et de savoir-faire régionaux, **sans incidence réelle de la recherche scientifique** (en morphologie ou en éco-physiologie par exemple) **sur l'élaboration des concepts de conduite** eux-mêmes. Ainsi, dans la littérature abordant de manière plus précise la croissance et la physiologie du pommier, il est encore classique de lire que le rameau a une tendance intrinsèque à produire alternativement une inflorescence et un rameau végétatif d'une année à la suivante (« in-built tendency for spurs to alternate », Davenport, 2000). J'ai

⁴ Ce dernier item constitue une part importante de mon travail à l'INRA en tant qu'Ingénieur de Recherche. Il n'est pas développé dans ce mémoire bien qu'il ait été à l'origine de plusieurs choix initiaux d'échelle d'étude (ex., branche fruitière) et de problématique (ex., régularité de la production de fruits)

⁵ Leaf Area Index



FIGURE 2. La réitération.

- a) Complexes réitérés naturels sur « pêcher pleureur » (crédit PE Lauri ; INRA Bordeaux).
- b) Complexe réitéré provoqué par une taille sur pommier 'Galaxy' (crédit PE Lauri ; CEHM).

montré que cette affirmation ne prenait pas en compte la variabilité génétique de l'architecture au sein de cette espèce et que ce critère de l'alternance au niveau du rameau pouvait être un critère discriminant^{A17}.

Ce double constat m'a conduit à établir,

- d'une part, les limites de l'approche dominante dans la littérature, essentiellement anglo-saxonne, probablement liée à l'**insuffisance de relations entre les travaux sur l'arbre et les travaux sur le verger**,

- d'autre part, l'intérêt de l'**analyse architecturale** comme **outil a priori efficace d'investigation de la structure interne de l'arbre** qui me semblait être le niveau de connaissance manquant, tant en terme d'acquisition de connaissances nouvelles que d'applications pour la maîtrise des manipulations de l'architecture de l'arbre dans un objectif agronomique. Ainsi, si la variabilité de la qualité du fruit est en partie expliquée par sa position spatiale dans la frondaison elle résulte surtout, à la base, des rameaux porteurs et adjacents dont les caractéristiques sont largement expliquées par les positions architecturales.

Les travaux réalisés à l'INRA de Bordeaux à partir des années 1950 sur les « types de fructification » du pommier (longueur des rameaux et répartition dans la frondaison en relation avec la fructification ; Bernhard, 1961 ; Lespinasse, 1977) apportait à cette époque de premières indications, empiriques et qualitatives, sur l'intérêt potentiel du thème architecture. Ainsi une **relation** était établie **entre le « type de fructification »** (orientation des branches et importance relative des floraisons terminale et latérale) **et l'alternance de production, avec notamment la forte alternance de production des génotypes⁶ de type I (port érigé ; dimorphisme axial marqué : tronc et branches à fort développement végétatif et axes florifères peu développés) et la faible alternance des génotypes de type IV (port retombant ; faible dimorphisme axial).**

1 2 – Méthodologie

1 2 1 – Echelle d'étude

Sur un plan architectural, l'arbre-individu initial, défini par son **unité architecturale**, peut se dupliquer totalement ou partiellement au cours de sa croissance, par le processus de **réitération (ENCADRE 1)**. Il devient donc une collection d'individus⁷ qui sont autant d'entités architecturales qu'il est possible de repérer et de caractériser (**FIGURE 2a**). Sur arbre fruitier en verger, ce phénomène est exacerbé puisque les **manipulations de conduite** (taille, arcure etc.) induisent la **formation de complexes réitérés** dont les caractéristiques agronomiques sont modulés par différents facteurs, notamment : nature de la manipulation et stade phénologique auquel elle est réalisée, niveau de réalisation sur l'arbre (**FIGURE 2b**). Ainsi la coupe d'un tronc en hiver provoque très généralement une pousse à forte croissance et peu florifère, le « gourmand », mais la taille d'un rameau périphérique de la frondaison, notamment en été, ne provoque que peu de réaction végétative.

A la fin des années 1980, les travaux menés à l'INRA de Bordeaux concluaient à l'**intérêt agronomique** de la **branche fruitière** définie ultérieurement comme un complexe ramifié directement issu du tronc et laissé en évolution libre durant plusieurs années consécutives. Deux arguments majeurs étaient avancés : i) c'est une **entité morphologique** intervenant dans la définition usuelle du « type de fructification », ii)

⁶ Par souci de simplification, « génotype » désigne, dans ce texte, un cultivar (noté avec des guillemets simples) ou un hybride non nommé

⁷ Ou métapopulation définie comme une collection d'entités génétiquement homogènes, entre lesquelles il existe des relations synergiques ou de compétition (White, 1979)

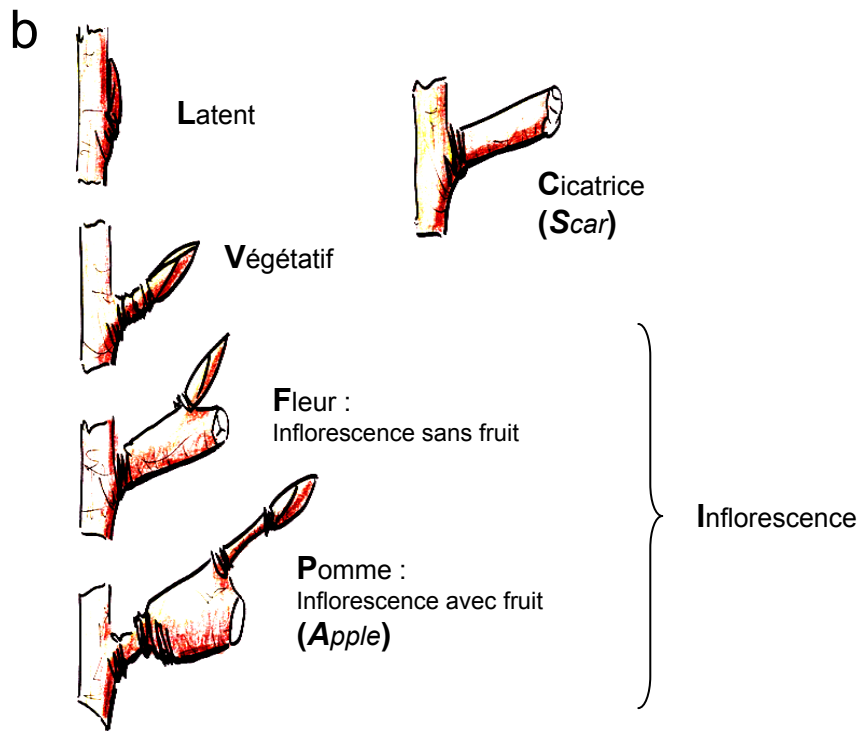
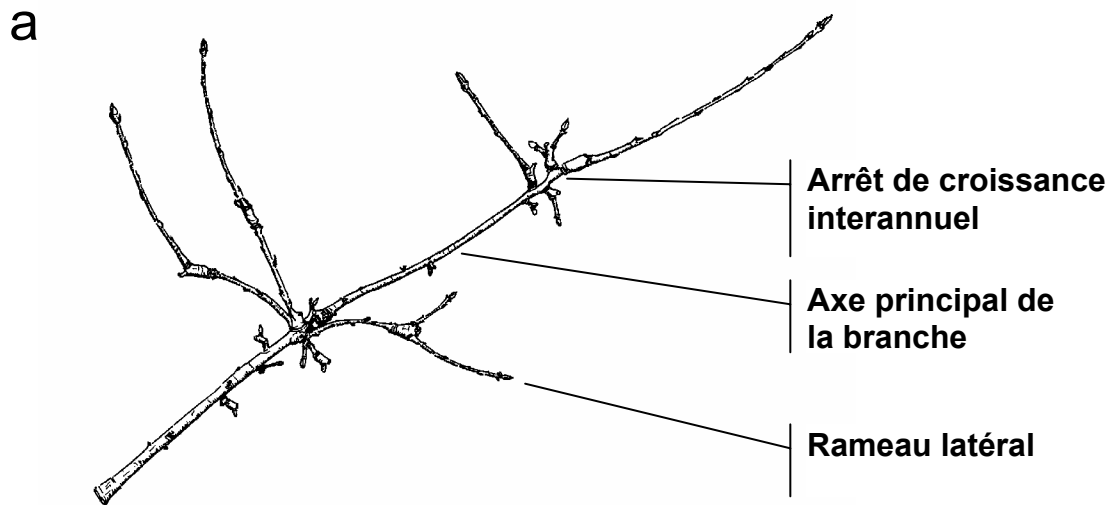


FIGURE 3. Branche fructière de pommier.

a) **Axe principal et rameaux latéraux (référence A11).**

b) « **Types de fonctionnement** » des rameaux latéraux (référence A17). Le codage anglais est mis en italique et entre parenthèses quand différent du français.

Chez le pommier l'inflorescence *lato sensu* est composée d'une base foliaire surmontée du corymbe (l'ensemble est également appelé bourse) portant latéralement une ou plusieurs pousse(s) de bourse (de longueur variable).

c'est une **unité opérationnelle pour le praticien** entre les niveaux arbre et rameau directement porteur de la fructification.

J'ai considéré ce niveau d'analyse plus immédiatement opérationnel que le niveau arbre entier travaillé dans notre équipe⁸ en collaboration avec l'AMAP / VP dans une perspective d'analyse architecturale de l'arbre entier (modélisation multi-échelle : arbre ↔ croissance annuelle ↔ métamère ; voir Costes *et al.*, 2003 et références citées). La confrontation des approches branche et arbre a été à la base de **réflexions synthétiques conduites dans notre équipe sur l'élaboration des critères de définition des idéotypes architecturaux en pommier** (Lauri et Costes, 2005) et **l'architecture et la conduite du poirier** (Lauri *et al.*, 2002).

1 2 2 – Analyse

La **branche fruitière** est décomposée en un **axe principal** (ramification issue du tronc) **portant des rameaux latéraux**, ou plus simplement **rameaux** dans la suite du texte (**FIGURE 3a**). Chaque rameau peut être identifié, chaque année, par un des trois **types de fonctionnement** suivants : **bourgeon latent, végétatif, inflorescence** (**FIGURE 3b**). Dans ce dernier cas, le taux de nouaison détermine les proportions d'inflorescences ne produisant pas de fruit et d'inflorescences produisant au moins un fruit. Outre les facteurs déterminant le succès de la pollinisation (vecteur, météorologie, compatibilité pollinique), la proportion d'inflorescences avec et sans fruit dépend de paramètres morphologiques, notamment le nombre de feuilles de l'inflorescence, à fort déterminisme architectural^{A8,A12,A15}. Un 4^{ème} type désigne l'**arrêt de fonctionnement** du rameau.

L'**analyse morphologique** s'effectue à **deux niveaux** :

- sur l'**axe principal** de la branche, repérage des cicatrices marquant les arrêts de croissance inter-annuels ou intra-annuels qui déterminent les croissances annuelles ou les unités de croissance, respectivement,
- sur chaque **croissance annuelle** de l'axe principal, les rameaux latéraux sont caractérisés par leur âge (1 à N) et le type de fonctionnement annuel.

Les marqueurs morphologiques du type de fonctionnement du rameau et des transitions entre années consécutives restent visibles plusieurs années et permettent donc une analyse rétrospective.

Ces relevés de base peuvent inclure, selon les objectifs, d'autres variables permettant une caractérisation plus fine de la croissance végétative et de la floraison (longueur/diamètre des pousses annuelles des rameaux, nombre de feuilles, de fleurs et de fruits des inflorescences, diamètre du fruit).

Les analyses de données consistent à établir,

- 1 – les **fréquences des quatre types de fonctionnement par « âge de bois »**⁹ ou **par année calendaire** (pour une branche âgée de plus de 2 ans, une année calendaire regroupe alors plusieurs âge de bois),
- 2 – **pour un même rameau, les fréquences de transition d'un type de fonctionnement à un autre entre deux années consécutives**,
- 3 – les relations entre la **longueur** (unité de longueur ou nombre de noeuds) **du rameau** et le **type de bourgeon terminal**.

Cette **méthodologie** a été **élaborée et validée sur une gamme de génotypes de pommier** couvrant la variabilité de port et de comportement agronomique de

⁸ par E Costes (équipe AFEF)

⁹ en année N, un rameau est dit sur bois de 1 an si il est directement inséré sur l'axe porteur édifié l'année N-1, il est dit de 2 ans si il est inséré sur la portion de l'axe porteur édifiée l'année N-2, etc. En anglais, l'expression usuelle est *wood age*

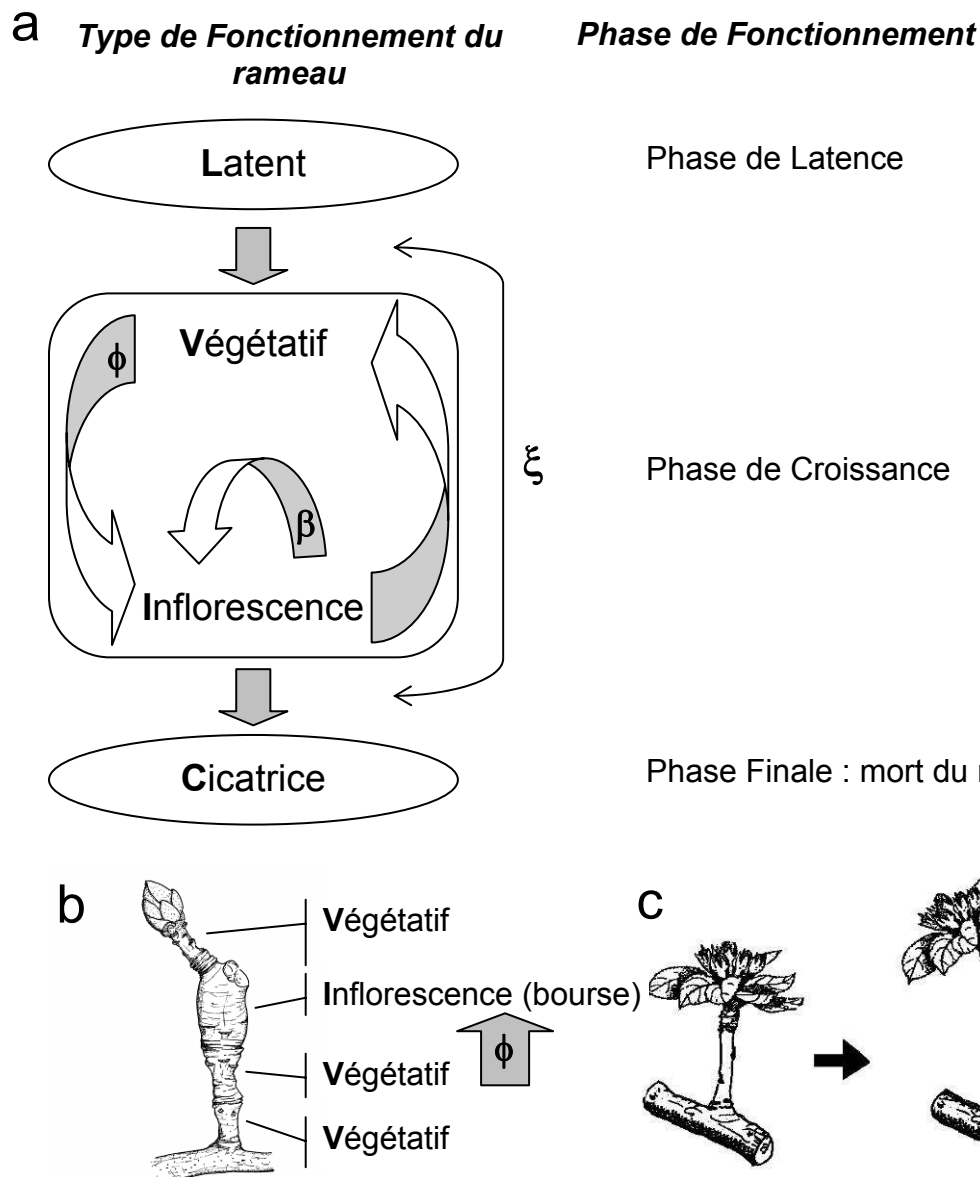


FIGURE 4. Développement du rameau de pommier au cours du temps (référence A17).

a) Représentation schématique de la séquence ontogénétique parcourue, totalement ou partiellement, par un rameau à partir d'un bourgeon initial. Trois processus sont identifiés comme déterminants. Ils sont repérés par une lettre grecque :

- ξ : **bilan d'extinction**, défini par l'équilibre entre le réveil des latents (Phase de Latence → Phase de Croissance) et l'extinction (Phase de Croissance → Phase Finale).
- ϕ : **tendance à fleurir** (dans la Phase de Croissance, transition végétatif → inflorescence).
- β : **bourse-sur-bourse** (dans la Phase de Croissance, transition inflorescence → inflorescence).

b) Exemple d'un rameau de 4 ans illustrant les successions suivantes : végétatif → végétatif, **végétatif → inflorescence (ϕ)** et inflorescence → végétatif (dessin J.M. Lespinasse).

c) Illustration du phénomène **bourse-sur-bourse (β)**, inflorescence → inflorescence (dessin J.M. Lespinasse).

ENCADRE 2 – EXTINCTION, CLADOPTOSE ET MORTALITE DES BOURGEONS

Les phénomènes de mortalité d'axes et de bourgeons sont un domaine classique de la littérature en morphologie végétale. Telle que nous l'avons définie, l'extinction présente deux spécificités, i) elle est le plus souvent précoce, dès l'année qui suit la mise en place du rameau, i.e., sur bois de 2 ans selon la terminologie usuelle, ii) elle touche majoritairement les inflorescences. Elle est alors liée au non-développement de la pousse de bourse.

Ce phénomène se distingue donc clairement de la cladoptose qui désigne habituellement la mort puis l'élagage naturel d'une branche, souvent âgée, provoquée par des facteurs environnementaux défavorables (sécheresse, manque de lumière). C'est ce qui est classiquement observé à l'intérieur d'un vieil arbre ou dans un verger trop dense où on parle alors de « dégarnissement ».

Elle est également différente du phénomène de *Death Spur Disorder* dont le déterminisme exact n'est pas connu, qui touche surtout les bourgeons végétatifs et ne semble pas lié au génotype (Ketchie *et al.*, 1978 ; Klaren et Ketchie, 1979).

cette espèce. Elle constitue une des approches proposées pour étudier les effets du climat à hiver doux (classiquement expliqué par le « manque de froid ») sur l'architecture du pommier¹⁰. Elle a été utilisée pour d'autres espèces (ex., poirier par une équipe sud-africaine, Du Plooy *et al.*, 2002).

1 3 – Stratégies architecturales propres aux géotypes

1 3 1 - Fréquences de transition d'un type de fonctionnement à un autre au cours de deux années consécutives

Cette analyse a pour objectif de **caractériser le fonctionnement pluri-annuel d'un rameau**^{A14,A17}. J'ai montré que, outre les transitions biologiquement impossibles (une cicatrice définit l'arrêt de fonctionnement du rameau et ne peut donc être suivi d'aucun autre type), certaines transitions sont typiquement orientées. Elles définissent alors une **séquence ontogénétique en trois phases successives** par lesquelles transite le rameau au cours de sa croissance (**FIGURE 4a**).

- **Phase de Latence** (*Latent Stage*¹¹), composée exclusivement du type latent. Il s'agit de la phase initiale caractérisant le bourgeon axillaire à l'aisselle de la feuille, avant sa croissance. Cette phase peut être limitée dans le temps, quelques jours à quelques semaines en cas de ramification immédiate ou sylleptique¹². Elle dure plusieurs mois quand le bourgeon se développe lors du débourrement printanier qui suit la mise en place du métamère (ramification différée ou proleptique). Dans certains cas la croissance n'intervient que plusieurs années après (réitération proleptique).
- **Phase de Croissance** (*Growing Stage*), composée des types végétatif et inflorescence¹³.
- **Phase Finale** (*Ending State*), qui marque la mort du rameau.

Les transitions entre ces trois phases ainsi qu'entre les types végétatif et inflorescence, dans la phase de croissance, constituent des déterminants-clés des **stratégies architecturales** propres à chaque géotype.

Nous avons établi **trois processus majeurs** décrivant des transitions entre deux années consécutives (**FIGURE 4a**). Ces processus sont pas ou peu décrits dans la littérature :

– Le premier est le **bilan d'extinction**, ξ (*extinction assessment*). Il résulte de l'équilibre entre l'entrée en phase de croissance et la sortie de la phase de croissance :

* L'entrée en phase de croissance est appelée **réveil des latents** (*awakening of latent buds*). Par convention on ne parle de réveil des latents que pour les bourgeons latents entrant en fonctionnement sur bois de 2 ans et plus. Cette transition est en général très faible, excepté sur le géotype 'Fuji'.

* La sortie de la phase de croissance est appelée **extinction** (**ENCADRE 2**).

¹⁰ Projet bi-latéral avec le Brésil (CAPES COFECUB) proposé pour 2007-2008. Non retenu

¹¹ En italique et entre parenthèses dans la suite du texte, expression utilisée dans les publications en anglais quand différente du français

¹² Il s'agit ici d'une simplification liée aux conditions de croissance en climat à alternance marquée de saison. La syllepsie vraie s'entend en effet comme la croissance de l'axillaire contemporanément à celle de son métamère porteur (Champagnat, 1947 ; Lauri et Costes, 1995). Par extension, on désigne ainsi une ramification se développant au cours du même cycle de croissance que son axe porteur

¹³ Les transitions entre ces deux types recouvrent des fonctionnements architecturaux différents selon que le premier type dans la séquence temporelle est végétatif (croissance monopodiale) ou inflorescentiel (croissance sympodiale)

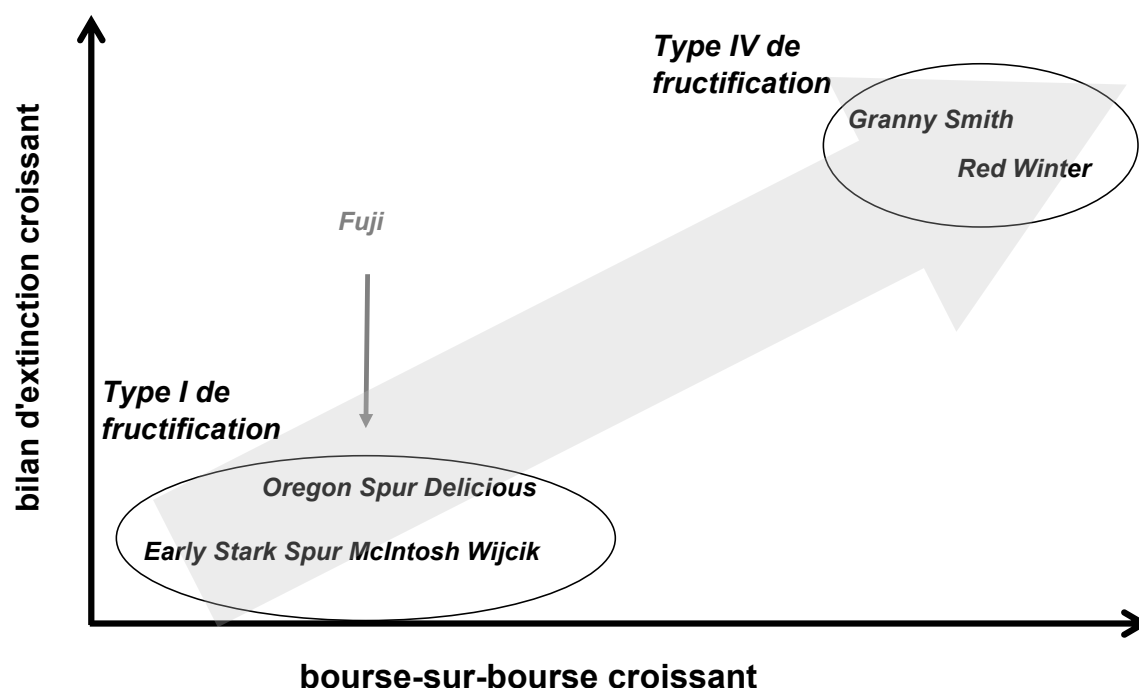


FIGURE 5. Relation positive entre le caractère bourse-sur-bourse et le bilan d'extinction (référence A14). Les géotypes appartenant aux deux types de fructification contrastés, I et IV, sont donnés à titre d'exemple. D'autres géotypes se répartissent entre ces positions extrêmes. 'Fuji' est le seul géotype étudié à ce jour pour lequel le fort réveil des latents annule partiellement l'extinction diminuant ainsi le bilan d'extinction.

ENCADRE 3 – DU RAMEAU INDIVIDUEL A L'ARBRE

Le passage d'une approche centrée sur le fonctionnement individuel des rameaux à une approche prenant en compte l'ensemble des points en croissance sur une branche ou un arbre nous a conduit à développer la **notion de synchronisation / désynchronisation de la floraison** qui constitue un autre élément-clé permettant de définir la stratégie architecturale d'un géotype^{A17,B3}. Cette notion consiste à considérer pour tous les couples alternants (inflorescence → végétatif ; végétatif → inflorescence) les fréquences d'inflorescences en années paire et impaire respectivement. On l'exprime par un indice variant de 0 (désynchronisation totale des alternances) à 1 (synchronisation totale des alternances). Les combinaisons entre le caractère bourse-sur-bourse et la synchronisation de la floraison entre rameaux individuels conduisent à trois stratégies théoriques possibles d'alternance et de non-alternance de floraison au niveau de l'arbre (Figure, adaptation de^{C6}. Pour chaque cas, un géotype est donné à titre d'exemple).

Alternance de floraison au niveau du rameau individuel	Faible, i.e. bourse-sur-bourse élevé	Forte, i.e. bourse-sur-bourse faible	
Synchronisation vs. désynchronisation de la floraison entre rameaux individuels	Synchronisation	Désynchronisation	Synchronisation
Stratégie de floraison au niveau de l'arbre	Floraison régulière e.g., 'Granny Smith'	Floraison régulière e.g., 'Reine des Reinettes'	Floraison alternante e.g., 'Oregon Spur'

Cette décomposition de l'alternance et de la non-alternance au niveau de l'arbre entier, constitue une approche analytique plus précise que celle quantifiée par l'Indice d'Alternance utilisé dans la littérature (rapport entre la différence de production entre 2 années consécutives et la somme de production de ces 2 années)(d'après C6)

La fréquence de l'extinction est élevée sur certains génotypes (jusqu'à 50% des axillaires chez 'Granny Smith' ou 'Red Winter'), elle est faible sur d'autres génotypes (environ 20% des axillaires chez 'Oregon Spur Delicious' ou 'Early Stark Spur McIntosh Wijcik').

- Le second décrit, dans la phase de croissance, la **transition entre végétatif et inflorescence (FIGURE 4b)**. Il est appelé **tendance à fleurir**, ϕ (*trend toward flowering*).
- Le troisième décrit, dans la phase de croissance, la **transition entre inflorescences deux années consécutives (FIGURE 4c)**. C'est le phénomène **bourse-sur-bourse**, β (*bourse-over-bourse*)¹⁴. Nous avons montré que certains génotypes sont caractérisés par des valeurs élevées du phénomène bourse-sur-bourse ('Granny Smith', 'Red Winter'), d'autres par des valeurs faibles ('Oregon Spur Delicious', 'Early Stark Spur McIntosh Wijcik')¹⁵.

Il existe une **relation positive entre les caractères bourse-sur-bourse et bilan d'extinction** distinguant globalement les génotypes de type IV de fructification, des génotypes de types I et II (**FIGURE 5**). Ceci nous a conduit à faire l'**hypothèse d'une relation physiologique entre une faible densité de ramification et une forte intensité de l'organogenèse intra-gemmaire (augmentant la probabilité de transformation florale) des rameaux restants**. La prise en compte de la variabilité génétique montre toutefois que cette relation est complexe. Ainsi 'Fuji', classé en type IV de fructification, est souvent caractérisé par une alternance de floraison marquée¹⁶. Nous montrons dans nos études que, pour ce génotype, le fort réveil des latents annule partiellement la forte extinction conduisant à un bilan d'extinction faible, similaire à celui des génotypes alternants^{A14}.

Cette approche morphologique ne permet pas d'établir une relation de causalité entre ces 2 phénomènes. Dans un cadre trophique on peut en effet proposer les 2 hypothèses suivantes : i) l'avortement précoce d'une certaine proportion des jeunes rameaux entraînerait par réallocation de ressources une organogenèse plus forte du bourgeon terminal des rameaux restants, ou ii) la plus forte organogenèse d'une partie des rameaux provoquerait par compétition l'avortement d'autres rameaux.

Cette **relation entre extinction et caractère bourse-sur-bourse** est également observée sur **poirier**. Toutefois, pour cette espèce, des travaux sud-africains appliquant cette méthodologie sur une autre gamme de génotypes et en climat à hiver doux, concluent à une fréquence d'extinction globalement faible. Ils montrent toutefois le rôle similaire joué par la latence des bourgeons vis-à-vis du caractère bourse-sur-bourse (Du Plooy *et al.*, 2002). Ces résultats confortent l'hypothèse d'une relation inverse entre la densité de ramification et le caractère bourse-sur-bourse. Cette **densité de ramification serait sous la dépendance de l'un et/ou l'autre des deux phénomènes suivants, latence et extinction**, qui s'exprimeraient à des degrés divers selon le génotype et le contexte pédo-climatique. Ces travaux¹⁷ sur le rameau individuel doivent être intégrés à l'échelle de l'arbre entier. Cela a été fait notamment pour la notion d'alternance de production (**ENCADRE 3**).

¹⁴ La transition entre inflorescence et végétatif est appelée **alternance à la fleur** (*alternation to flowering*)

¹⁵ Ces différents caractères sont exprimés sous forme d'indices variant de 0 à 1 selon l'intensité du phénomène

¹⁶ Par ailleurs, l'influence du contexte pédo-climatique dans l'expression architecturale reste méconnue. 'Fuji' est habituellement considéré comme un cultivar à production alternante. Toutefois, en France, il est typiquement « alternant » dans le sud-est, et est plus « régulier » sur la façade atlantique. Le rôle de la faible hygrométrie de l'air dans la fermeture stomatique et dans la baisse subséquente de la mise en réserve, est une piste régulièrement avancée comme facteur explicatif

¹⁷ Ils ont été appuyés par l'encadrement et le co-encadrement de stages d'étudiants de niveau DUT-BTS à DESS

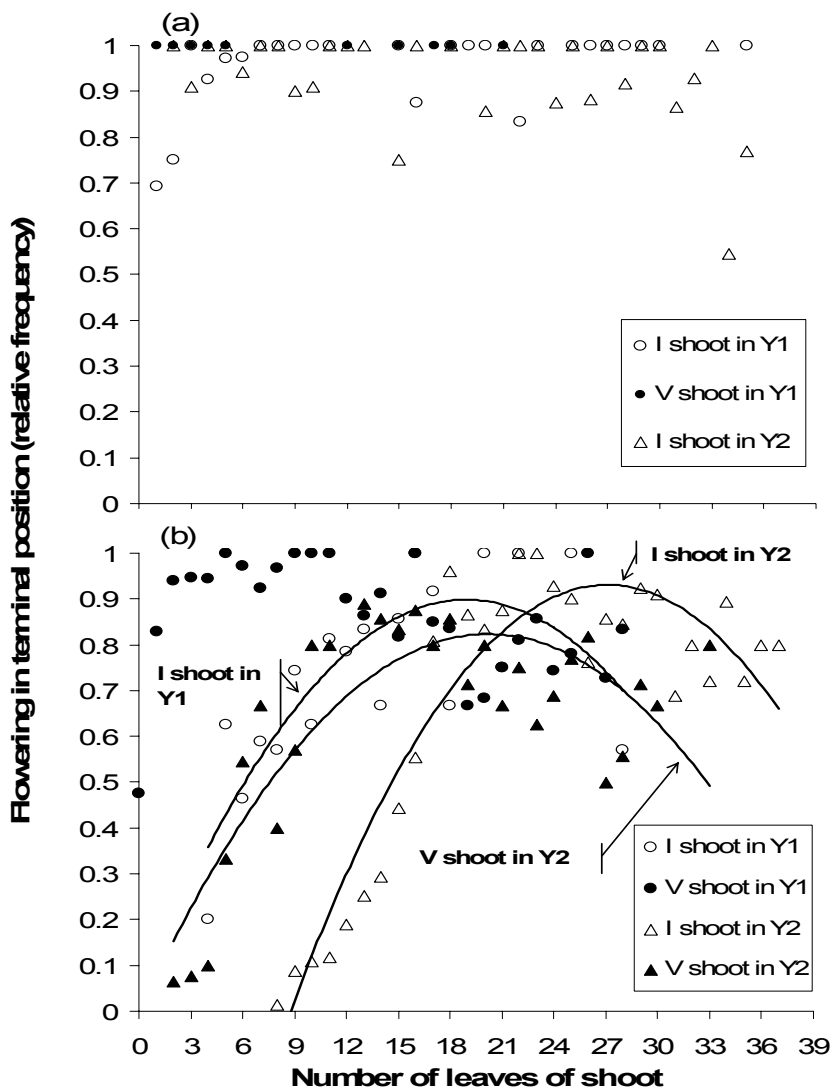


FIGURE 6. Relation entre le nombre de feuilles d'un rameau de type inflorescence (I) ou végétatif (V) sur bois de 1 (Y1) ou 2 (Y2) ans, et fréquence de floraison terminale en année 2 ou 3 respectivement, pour, a) 'Chantecler' (nombre insuffisant de données pour V sur bois de 2 ans), b) 'Pitchounette'. (référence A8). Chaque symbole représente la fréquence de floraison pour 5 rameaux ou plus.

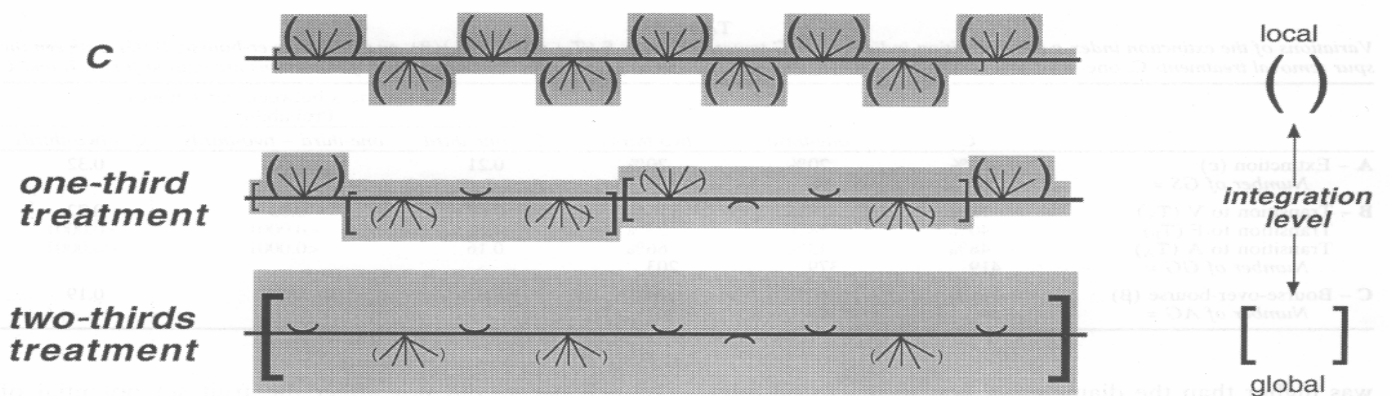


FIGURE 7. 'Granny Smith'. Schéma d'interprétation théorique de la variation du degré d'autonomie trophique de l'inflorescence, mesurée par son aptitude intrinsèque à la nouaison, en fonction du nombre de feuilles et de fleurs qui la compose (référence A12). Sur branche témoin (C) le niveau d'intégration est l'inflorescence elle-même. Avec la suppression de 1/3 (*one-third treatment*) puis 2/3 (*two-thirds treatment*) des inflorescences le niveau d'intégration englobe progressivement une portion de branche puis la branche entière, i.e., pour un même nombre de feuilles et de fleurs de l'inflorescence individuelle l'aptitude à la nouaison augmente si on diminue la densité des inflorescences sur le rameau porteur.

Un **domaine d'application particulier** de ces études a été développé en relation avec des généticiens – améliorateurs du pommier à l'INRA¹⁸ dans l'objectif d'élaborer une **grille de critères précoces de sélection** (Lauri *et al.*, 1997) **basée sur la définition d'idéotypes architecturaux du pommier**^{A17,B3}.

1 3 2 – Longueur des rameaux et floraison terminale

La typologie des formes d'arbres fruitiers inclut généralement des caractères de longueur et de diamètre des rameaux. Sur pommier, il existe toutefois peu d'études établissant des relations quantitatives entre la croissance du rameau et le devenir du méristème terminal. J'ai montré une relation négative entre densité de ramification et longueur des rameaux et ai confirmé la relation positive entre la fréquence des pousses longues et l'aptitude à la régularité de la floraison entre années consécutives (Lauri et Lespinasse, 1993).

La **relation entre le nombre de feuilles du rameau** (année N) **et la fréquence de floraison terminale sur ce rameau** (année N+1) a été étudiée sur deux génotypes sélectionnés à l'INRA, 'Pitchounette' (descendant de 'Fuji', à floraison alternante) et 'Chantecler' (à floraison régulière), au cours de trois années consécutives^{A8}. J'ai montré que **cette relation dépend du génotype**. Pour 'Chantecler', la fréquence de floraison est élevée quel que soit le nombre de feuilles du rameau (**FIGURE 6a**). Pour 'Pitchounette' la relation est de type parabolique avec une augmentation de la fréquence de floraison terminale jusqu'à un nombre de feuilles variant selon l'âge du bois porteur et le type de fonctionnement, végétatif ou floral, du rameau support du bourgeon terminal, suivie d'une diminution de cette fréquence (**FIGURE 6b**). J'ai fait l'hypothèse que cette relation de type parabolique est commune aux deux génotypes si on considère non seulement les feuilles à limbes développés (cas de cette étude) mais aussi les écailles et feuilles de transition.

Par ailleurs, pour 'Pitchounette', on observe également une relation parabolique entre le nombre de feuilles du rameau sur bois de 1 an et la fréquence de floraison sur bois de 3 ans, indépendamment du type sur bois de 2 ans. Cet exemple montre l'**importance des caractéristiques initiales de croissance du rameau sur son développement pluri-annuel**.

En cas de floraison terminale, **les dimensions du rameau interviennent également sur les dimensions de l'inflorescence terminale et l'aptitude à la nouaison**^{A15}. J'ai montré l'existence d'une relation positive entre la longueur du rameau et le nombre de feuilles, et dans une moindre mesure le nombre de fleurs, de l'inflorescence. Par ailleurs **le nombre de feuilles de l'inflorescence est positivement corrélé à la fréquence de nouaison** (i.e., aptitude de l'inflorescence à porter au moins un fruit). Toutefois, j'ai montré sur 'Granny Smith'^{A12} que, pour un nombre donné de feuilles, la nouaison peut être augmentée par une diminution de la densité de ramification au moment de la floraison. J'ai donc fait l'hypothèse que si l'inflorescence peut être considérée comme une unité relativement autonome quant à son aptitude à la nouaison (relation avec le nombre de feuilles préformées dans le bourgeon hivernal) en relation avec les hypothèses trophiques classiques, **la variation de la densité de ramification entraîne rapidement une compartimentation à un niveau d'intégration plus large**, la branche porteuse dans son ensemble, susceptible de modifier le potentiel intrinsèque de nouaison de l'inflorescence individuelle^{A12} (**FIGURE 7**).

¹⁸ Collaboration avec F Laurens, UMR GenHort, Angers. Ces travaux ont donné lieu au co-encadrement de stages d'étudiants de niveaux ingénieur et DESS

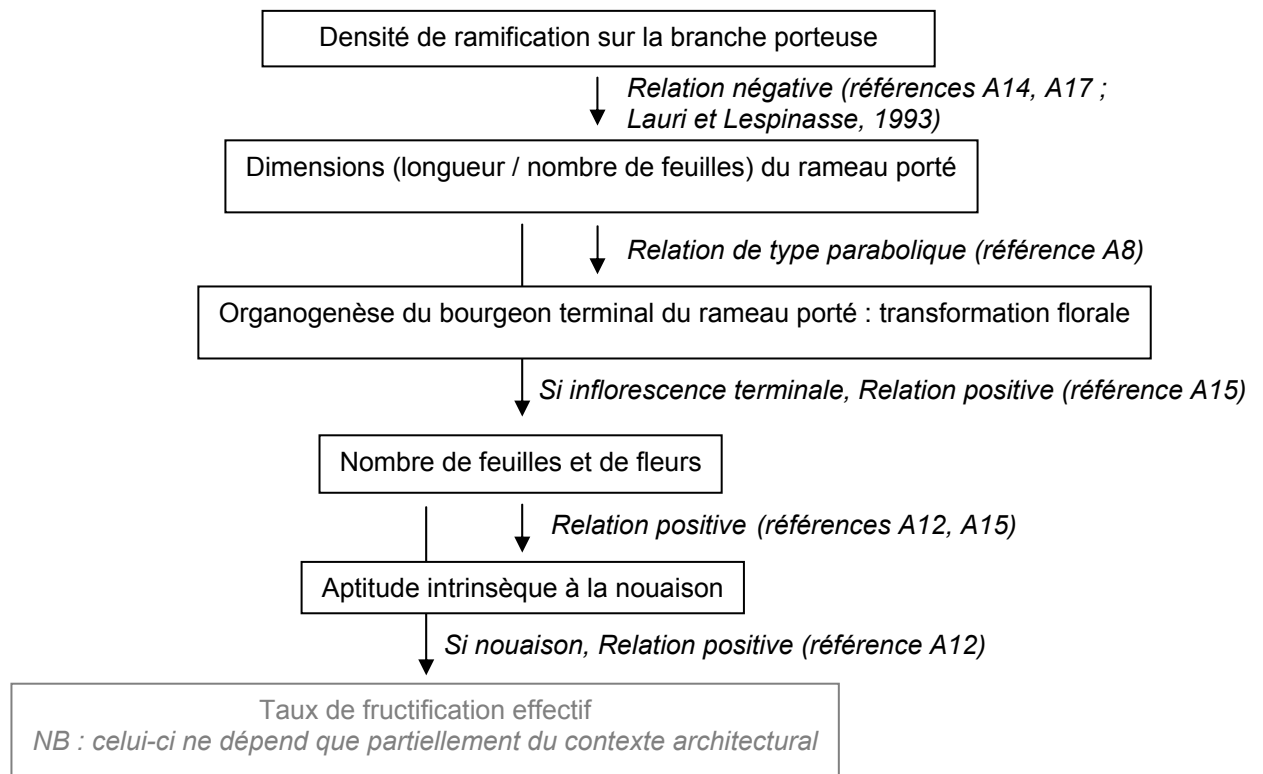


FIGURE 8. Schéma de synthèse des relations entre la ramification axillaire sur la branche porteuse et la floraison/fructification terminale des pousses portées.

1 4 – Conclusion : une approche intégrée de la ramification et de la floraison du pommier

Les caractères architecturaux mis en évidence dans nos études (ex., extinction, bourse-sur-bourse), permettent de définir des **stratégies architecturales propres aux géotypes**. Celles-ci associent étroitement le type de fonctionnement (végétatif, florifère, latent), la pérennité et l'intensité de croissance des rameaux. Elles permettent de décrire finement la variabilité génétique du pommier sous son angle architectural et complètent les critères classiques et globaux utilisés par les forestiers et agronomes (ex., décurrent/excurrent ; type de fructification). L'approche arbre entier développée parallèlement dans notre équipe avec l'AMAP / VP étend et complète ces résultats au niveau arbre entier (ex., variabilité de l'extinction et du caractère bourse-sur-bourse en fonction du rameau porteur et de la position dans la frondaison ; Costes *et al.*, 2003).

L'analyse des interactions plante-environnement permet de mieux évaluer la **variabilité de ces caractères**, ainsi que plusieurs autres décrivant la géométrie des axes par exemple. Ce thème est approfondi, au sein de notre équipe, **dans le programme d'étude des déterminants génétiques et moléculaires de la forme des arbres**¹⁹.

Les résultats acquis sur pommier montrent qu'il existe une succession temporelle, que l'on peut interpréter comme une **chaîne de causalité** (avec relations positive, négative, ou plus complexe, de type parabolique), **entre la densité de ramification axillaire initiale d'une branche et la fréquence de floraison terminale - ainsi que l'aptitude à la nouaison - des rameaux portés (FIGURE 8)**²⁰.

Cette relation établit la **possibilité d'orienter les stratégies naturelles de l'arbre**. Ces **manipulations de l'architecture** peuvent être appliquées à deux niveaux :

- **Arbre entier**. Les travaux réalisés et en cours permettent d'approfondir les relations entre **architecture et fonctionnement**, *via* l'analyse du microclimat et des effets sur les bio-agresseurs. Ils sont développés en **interaction avec une recherche finalisée**²¹.
- **Pousse annuelle**. Les travaux sont développés dans un objectif d'**élaboration de la connaissance**. Ils constituent mes **perspectives de recherche**.

2 - Architecture et fonctionnement de l'arbre fruitier

Chaque étape de la succession d'évènements décrite dans la **FIGURE 8** reliant la ramification axillaire sur la branche et l'organogenèse terminale des rameaux portés, peut être modulée par différents facteurs, notamment la nutrition (irrigation, fertilisation), l'environnement lumineux et les manipulations opérées sur l'arbre lui-même. Ce dernier

¹⁹ Ce thème est pris en charge par E Costes et Jean-Jacques Kelner (équipe AFEF)

²⁰ La méthodologie a été adaptée à d'autres espèces fruitières (poirier, cerisier, noyer, manguier) dans l'objectif de répondre à des problématiques agronomiques ciblées (ex., alternance de production, qualité de la floraison et du fruit). Les travaux sont réalisés en collaboration (Unité Expérimentales INRA, centres expérimentaux ; CIRAD) et valorisés sous forme de communications ISHS ou dans la presse professionnelle

²¹ L'idée que l'architecture de l'arbre fruitier peut être « manipulée » sur la base de connaissances architecturales et physiologiques est à l'origine de différents concepts que j'ai développés depuis une décennie en partenariat avec les professionnels. C'est l'objectif des réseaux de Recherche-Développement MAFCOT que j'ai créé et que j'anime sur le plan scientifique (http://www.montpellier.inra.fr/umr-bepc/fr/inra_t4.htm)

ENCADRE 4 - SYSTEME RACINAIRE ET ARCHITECTURE DE L'ARBRE

Le **choix du système racinaire** est une manipulation classique réalisée par le praticien lors de la mise en place de l'arbre en verger. Les études sur la maîtrise de la « vigueur » de l'arbre par le porte-greffe sont le plus souvent globales et agronomiques (ex., influence sur le volume de l'arbre et le rendement à l'ha). La connaissance plus précise de la **dynamique de mise en place de l'architecture de l'arbre reste méconnue**. Quelques travaux émanant de notre équipe, développent notamment les aspects plastochrone apparent et relation entre longueur de la pousse annuelle et nombre de ramifications axillaires (Lauri et Costes, 1995 ; Costes *et al.*, 2001 ; Seleznyova *et al.*, 2003).

J'ai développé une étude* de l'influence du système racinaire (arbres sur racines propres vs. arbres sur porte-greffe nanisant classique en verger de production, M9) sur la mise en place dans le temps de l'architecture de l'arbre. Parmi les résultats saillants^{A6}, nous montrons que **la réduction du volume de l'arbre induite par le système racinaire est essentiellement due à la réduction de la longueur de la première année de croissance des branches issues du tronc** et que la relation longueur/nombre de ramification latérale considérée comme propre au génotype dans des publications récentes peut être affectée par le système racinaire. Nous confirmons par ailleurs que les caractères bourse-sur-bourse et tendance à fleurir sont plus faibles pour l'arbre sur ses propres racines. Toutefois, nous mettons en évidence un **fort effet du génotype dans la réponse au système racinaire pour chaque variable étudiée** (^{A6} ; Maguylo et Lauri, 2004).

* Les résultats ont été obtenus principalement au travers de l'encadrement en 2003 de K Maguylo (Bourse « Pré-Doc » INRA, Préparation au Doctorat).

thème est directement analysable par l'analyse architecturale et reste insuffisamment documenté sur le plan scientifique.

2 1 – L'arbre et sa manipulation, un cadre innovant pour une recherche interdisciplinaire

Pour le botaniste, l'arbre entier est une entité biologique naturelle. En arboriculture, considérer l'arbre comme unité d'étude est un choix méthodologique. L'approche verger reste en effet prédominante dans la littérature internationale et se justifie notamment par le fait que les traitements phytosanitaires, l'irrigation et la fertilisation sont raisonnés sur des peuplements (« à la parcelle »²²). Dans ce contexte je considère que **l'approche analytique des effets de manipulations replaçant l'arbre au cœur de l'étude** constitue un **point de vue original et pertinent sur le plan biologique**.

Les manipulations de l'arbre peuvent être formalisées en deux grands types d'actions : pérennes (déterminées à la plantation : choix du système racinaire, distances de plantation, forme globale donnée à l'arbre), et répétitives (rythmées par le cycle de végétation : taille, arcure, éclaircissage²³).

En quoi ces manipulations de l'architecture de l'arbre entier en verger, et plus spécifiquement les actions répétitives, modifient-elles les stratégies architecturales mises en évidence sur les branches ? y-a-t'il des conséquences sur le microclimat lumineux à l'intérieur de la frondaison, un des facteurs-clés pour les performances agronomiques ? y-a-t'il des effets sur les bio-agresseurs ? C'est à ces questions que ma **recherche actuelle basée sur des collaborations pluridisciplinaires et l'encadrement d'étudiants et de jeunes chercheurs** souhaitent apporter des éléments de réponse.

2 2 – Réorganisation architecturale de l'arbre par les manipulations

2 2 1 – Des questions de recherche à partir d'une avancée technique, la conduite centrifuge

En arboriculture fruitière, la taille du tronc et des branches maîtresses stimule la croissance de la charpente naturelle de l'arbre, augmente son volume et, en général, retarde l'entrée en production. C'est ce qui est classiquement réalisé pour la création d'un Gobelet (structure d'arbre auto-portante formée d'un tronc se divisant à 0,5–1 m en plusieurs grosses branches appelées charpentières se divisant elles-mêmes en sous-mères). Ces opérations restent classiques en verger. Elles sont toutefois inadaptées aux vergers à forte densité de plantation, où le volume des arbres individuels doit être restreint.

Dans la pratique, le principal moyen utilisé pour réduire le volume de l'arbre est le système racinaire. En pommier, la gamme de porte-greffes permet d'obtenir une réduction importante de ce volume associée à une entrée en production précoce. J'ai développé différents travaux dans le but de caractériser sur le plan architectural les interactions système racinaire – génotype aérien (**ENCADRE 4**).

Dans le contexte du verger actuel à forte densité, il apparaît crucial de définir de **nouveaux concepts de manipulation, ou conduite, de l'arbre**. En 1994-95, les résultats issus de l'analyse de la branche fruitière, notamment la relation positive entre

²² Un exemple actuel, quoique peu répandu, est le « mur fruitier » où la production de fruits est rapportée au m² de feuillage sur le rang, tous arbres confondus

²³ Cette opération consiste en la suppression, à l'aide de produits exogènes ou manuellement, d'une partie des fleurs et jeunes fruits de façon à améliorer la qualité des fruits restants et augmenter le retour à fruit l'année suivante

extinction et caractère bourse-sur-bourse indiquait une piste potentielle et originale de manipulation de l'arbre en vue de régulariser la production, l'**extinction artificielle**. Celle-ci correspond à une **taille particulière de type élagage où le rameau porteur de la floraison est enlevé en totalité**²⁴. Sur le **plan architectural**, ce type de **taille localisée sur des axes les plus différenciés de l'arbre** limite les phénomènes de réitération, donc la nécessité de contrôler régulièrement l'organisation architecturale de l'arbre. Sur le plan agronomique il permet de résoudre un problème-clé, celui de la forte densité de ramification, sur les génotypes de type spur (*spur-bound cultivars*)²⁵. L'extinction artificielle a été intégrée dans un concept global de conduite de l'arbre, la **conduite centrifuge**, en proposant sa mise en oeuvre au centre de l'arbre de manière à améliorer la pénétration de la lumière dans la structure et à répartir les fruits en périphérie de la frondaison. Cette préconisation a rapidement conduit à des résultats positifs en stations expérimentales et en vergers de production, en terme de régularité de la production et de calibre du fruit.

J'ai considéré comme pertinent d'intégrer cette **nouvelle approche de la conduite** comme **objet de recherche**. Un premier objectif a été d'analyser les **modifications architecturales** générées par ce type de conduite et de vérifier l'**hypothèse d'une amélioration du microclimat lumineux** comme facteur explicatif des bons résultats agronomiques obtenus en verger. Un second objectif a été d'explorer l'**incidence éventuelle de cette conduite sur plusieurs bio-agresseurs**. Les comparaisons sont faites avec des arbres témoins, en conduite classique pour notre bassin de production, sans extinction artificielle.

2 2 2 – Incidences sur l'architecture de l'arbre et le microclimat lumineux

Sur le plan architectural, la conduite centrifuge a deux types de conséquences : augmentation de la longueur moyenne des pousses et de la surface foliaire des points de fructification (ensemble formé par l'inflorescence et sa(ses) pousse(s) de bourse associée(s)), stimulation de la tendance à fleurir et du phénomène bourse-sur-bourse (^{A9} ; Lauri *et al.*, 2004). Ces résultats confirment les relations entre croissance et organogenèse mises en évidence dans nos études initiales sur différents génotypes en l'absence de toute manipulation (**FIGURE 8**). Ils montrent la possibilité de piloter de façon relativement précise le développement architectural de l'arbre par les manipulations de conduite. Dans ce schéma, l'ajustement initial de la densité de ramification a donc un rôle-clé dans la floraison ultérieure. Nous avons également montré l'importance du moment d'intervention dans le cycle phénologique (Lauri *et al.*, 2007).

L'analyse du microclimat lumineux inclut l'élaboration de maquettes réalistes d'arbres (voir méthodologie adaptée au pommier en^{A9}) sur lesquelles sont calculés des coefficients d'interception du rayonnement lumineux hors réflexion et transmission (STAR²⁶), pour l'arbre entier et par catégorie de pousses²⁷. L'analyse conclut à deux

²⁴ La proportion de rameaux enlevés dépend, entre autre, des objectifs agronomiques et du génotype. Ce thème fait l'objet de travaux réalisés en verger expérimental et de production

²⁵ Les effets négatifs d'une trop forte densité de ramification sur la régularité de la fructification et la qualité du fruit sont classiquement énoncés dans la littérature (ex., Forshey *et al.*, 1992) mais n'ont pas de solution technique efficace, si ce n'est, partiellement, par l'éclaircissage répété annuellement des fleurs et jeunes fruits

²⁶ Silhouette to Total Area Ratio, surface foliaire interceptrice rapportée à la surface foliaire totale

²⁷ Ces travaux ont été développés dans le cadre de l'AT INRA PFI, 2000-2003. L'analyse du microclimat lumineux a fait l'objet d'une collaboration avec H Sinoquet (UMR PIAF, Clermont Ferrand). J'ai encadré sur ce thème les stages d'ingénieur de S Tarris (2001 ; Agro.M – Gembloux) et de DEA de M Willaume (2002 ; INA Paris XI).

Les développements méthodologiques auxquels j'ai contribué ont alimenté des échanges scientifiques avec C Massonnet, en thèse (2002-2005) avec JL Regnard de notre équipe de recherche. Publication

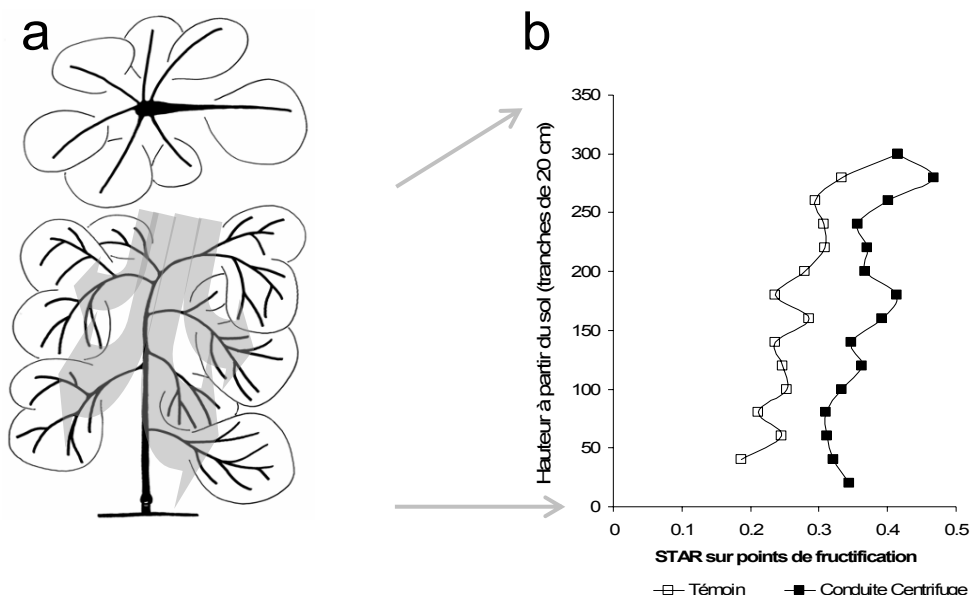


FIGURE 9. Conduite de l'arbre et interception de la lumière (référence A9).

- Schéma d'un arbre en conduite centrifuge figurant la pénétration de la lumière dans la frondaison (flèches grisées) (adaptation de Lauri *et al.*, 2004a)
- Distribution du STAR sur les points de fructification (ensemble composé de l'inflorescence et de sa(s) pousse(s) de bourse) pour l'arbre en conduite centrifuge et l'arbre témoin sans extinction artificielle.

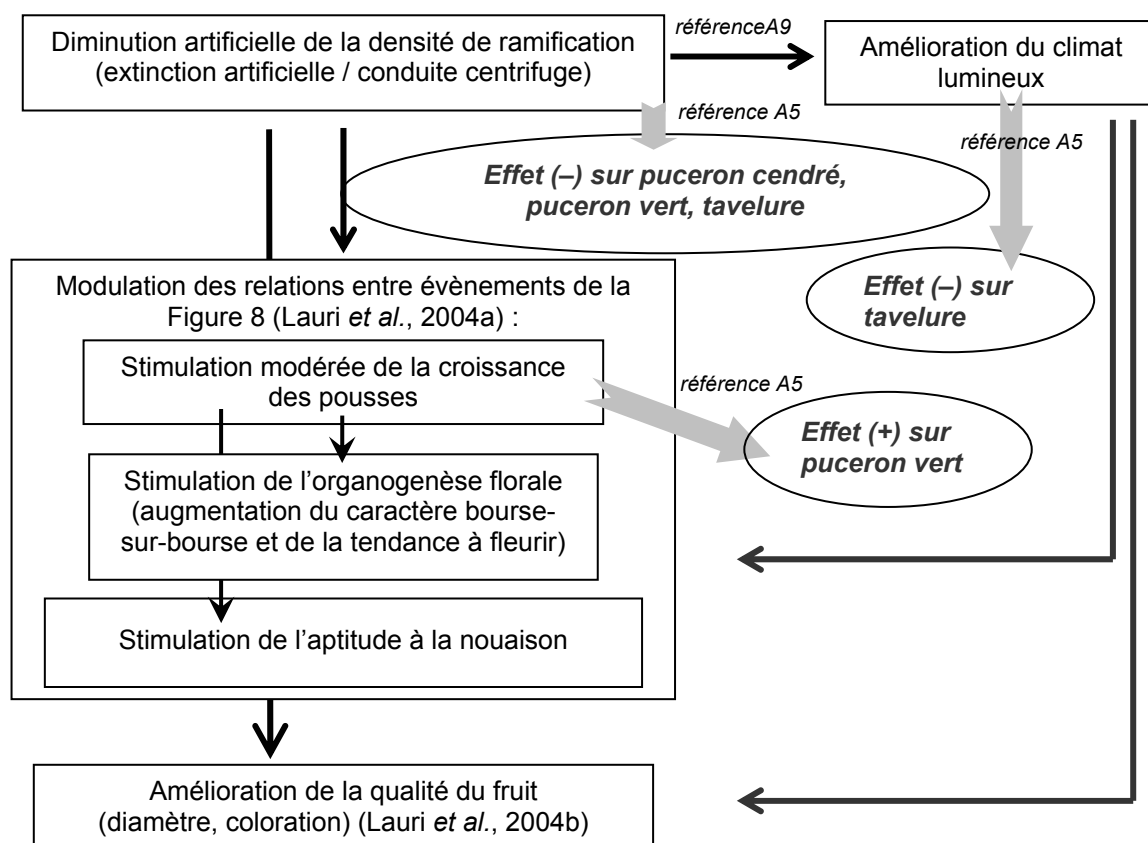


FIGURE 10. Effets directs (réorganisation architecturale) et indirects (via l'augmentation de la quantité de lumière interceptée) de la réduction de la densité de la ramification sur la croissance et la floraison / fructification du pommier. Les effets sur les bio-agresseurs sont indiqués par les flèches grisées. Les relations entre bio-agresseurs ne sont pas figurées

résultats saillants^{A9} : **la conduite centrifuge augmente l'efficacité d'interception de la lumière par l'arbre notamment par les points de fructification ; ce gain est systématique quelle que soit la position dans la frondaison (FIGURE 9).**

2 2 3 – Incidences sur les bio-agresseurs

La réduction des pesticides en verger est un thème majeur en Agriculture Durable. **Il est acquis que le contrôle durable des infestations doit inclure la conjugaison optimale d'actions à effets partiels** : résistance génétique de l'arbre (mono- ou polygénique), structure du verger (monovariétal ou mélange variétal), utilisation de pesticides (type de produit et mode d'application) et conduite de l'arbre.

Les résultats^{A5} font ressortir un **effet globalement réducteur des infestations** (en incidence et sévérité) **de la conduite centrifuge** par rapport à une conduite sans extinction artificielle. Pour deux insectes phytophages, puceron cendré (*Dysaphis plantaginea* Passerini) et puceron vert (*Aphis pomi* de Geer), nous retenons deux hypothèses explicatives : (i) diminution de l'inoculum (œuf ou fondatrice) de printemps directement lié à l'enlèvement des pousses, et (ii) espacement plus important entre les pousses diminuant les chances de survie et la vitesse de propagation de l'insecte et/ou le temps d'exposition aux auxiliaires prédateurs. Toutefois, la plus forte hétérogénéité des résultats pour *A. pomi*, dont l'infestation suit celle de *D. plantaginea*, suggère une hypothèse de disponibilité des ressources directement liée à la chronologie de développement des deux pucerons (ex., la diminution de *D. plantaginea* dans la conduite centrifuge permet une meilleure croissance des pousses susceptibles d'être davantage atteintes par *A. pomi* plus tard en saison). Pour la tavelure (*Venturia inaequalis*), les deux premières hypothèses sont retenues ainsi qu'une quatrième : la meilleure pénétration de la lumière (**FIGURE 9**) et la probable meilleure aération de l'arbre, conduisent à la réduction de la durée d'humectation du feuillage et donc des risques de contamination (courbe de Mills)²⁸.

2 2 4 – Les effets directs et indirects de la conduite centrifuge

Ces études suggèrent que l'avantage agronomique conféré par la **conduite centrifuge** résulte de deux phénomènes agissant en synergie : la **reconfiguration architecturale**, directement liée à l'extinction artificielle, diminue les phénomènes de réitération et stimule plus ou moins fortement (selon le stade phénologique et l'intensité de l'opération) la croissance des pousses restantes et l'organogenèse florale de leur bourgeon terminal. Parallèlement, elle **améliore le microclimat lumineux** intra-frondaison qui en retour améliore le fonctionnement foliaire et la croissance des pousses, ainsi que la coloration des fruits.

La **FIGURE 10** synthétise et structure cet ensemble de résultats et figure les interactions avec les bio-agresseurs.

2 3 - Poursuite des travaux sur l'analyse architecturale et microclimatique des opérations de conduite

Je poursuis cette activité en élargissant les gammes de génotypes et de manipulations et en approfondissant l'analyse des effets architecturaux et du microclimat lumineux.

²⁸ La démarche a été développée dans le cadre de l'AT INRA PIC, 2001-2003

Il s'agit tout d'abord de travailler sur des **types architecturaux variés**²⁹ et d'étendre la gamme d'opérations de conduite pour **inclure des manipulations plus contrastées**. L'accent est mis sur l'analyse de la dynamique d'édification de la frondaison (démographie axiale, développement de la surface foliaire) au cours d'un cycle et entre 2 cycles de végétation³⁰. Nos résultats montrent que la réorganisation architecturale de l'arbre par la conduite centrifuge se distingue fortement des effets provoqués par des systèmes de conduite basés sur la taille dite « de renouvellement » ou « de raccourcissement » du tronc et des branches. Dans ce dernier cas en effet, les manipulations entretiennent, en dessous des plaies de taille, une forte proportion de complexes réitérés végétatifs issus de bourgeons initialement latents, à forte croissance et à STAR élevé ; la frondaison demeure dense et son volume relativement figée au cours de la vie de l'arbre^{A1}. Par ailleurs, l'analyse du microclimat lumineux nous a conduit à la proposition d'équations simples de calcul du STAR à partir de trois variables de structure : surface foliaire totale, volume de la couronne et agrégation du feuillage (ce dernier paramètre est liée à la variance de la densité foliaire). Le modèle est établi à partir d'expérimentations virtuelles réalisées sur nos maquettes 3D et établies en collaboration avec la Station Fédérale de Recherche de Changins (Suisse)^{A2,31}.

Il s'agit également de mieux analyser les **relations dynamiques entre l'établissement de la surface foliaire et les paramètres de croissance et de qualité du fruit** à différents niveaux d'intégration : complexe bourse-pousse de bourse, branche fruitière, arbre³².

De façon plus prospective, nous souhaitons également intégrer d'autres variables microclimatiques (notamment thermiques) des organes dans l'objectif d'aborder plus finement les relations plantes – bio-agresseurs (ex., relation température du fruit et carpocapse, humectation des feuilles et tavelure³³).

2 4 – Poursuite des travaux dans une perspective de modélisation/simulation d'arbre soumis à des manipulations de conduite

L'ensemble de ces travaux justifie l'intérêt d'élaborer des maquettes informatiques d'arbres permettant de tester des hypothèses tant sur le plan architectural (ex., impact de manipulations sur la croissance des autres pousses et sur le climat lumineux) que sur la relation arbre-environnement (ex., impact de la structure de la frondaison sur le microclimat et sur les bio-agresseurs). Il est acquis que le développement d'une pousse dépend non seulement de son potentiel propre et de son environnement microclimatique mais aussi de sa position relative par rapport aux autres branches de l'arbre (Sprugel,

²⁹ La majorité des travaux a en effet été réalisée sur des géotypes choisis pour leur intérêt économique ('Braeburn', 'Galaxy') ou dans le cadre d'étude spécifique en cours ('Golden' dans une problématique Agriculture Biologique). Ils présentent des caractéristiques architecturales et de fructification relativement semblables (type III de fructification)

³⁰ Ces travaux font l'objet du travail de thèse de J Stephan que je co-encadre (cf **Formation et Encadrement**)

³¹ Cette approche globale du climat lumineux au niveau de l'arbre est en cours d'approfondissement par l'analyse plus précise de l'interception de la lumière par les différents types de pousses (végétatives vs. florales, classes de longueur) en fonction de la conduite et du géotype. Article en préparation pour *Tree Physiology* : Stephan J, Sinoquet H, Dones N, Talhouk S, Haddad N, Lauri PÉ. Light partitioning between vegetative and flowering shoots of 3 apple cultivars as influenced by training systems over 2 years


³² Dans cette action en cours, je collabore avec l'Agroscope RAC (Changins, Suisse) et l'UMR PIAF (Clermont-Ferrand)

³³ Réflexion en cours avec M Saudreau et H Sinoquet (UMR PIAF, Clermont-Ferrand) pour les aspects physiques, et avec B Sauphanor (PSH, Avignon) et L Parisi (UERI, Gotheron) pour carpocapse et tavelure, respectivement

2002). Selon Barnola et Crabbé (1993) la croissance secondaire jouerait un rôle actif dans l'expression des rapports hiérarchiques entre pousses : l'élancement³⁴ plus important d'une pousse à l'ombre serait un marqueur précoce de son élagage futur. Par ailleurs, l'expression des hiérarchies entre pousses est dynamique : la seule prise en compte des dimensions de la pousse au moment de l'observation est donc peu pertinente et doit être remplacée par l'analyse de sa dynamique de croissance : une pousse « dominée » peut *in fine* se développer davantage qu'une pousse « dominante » si cette dernière est gênée dans son développement (Novoplansky, 2003). Cette hypothèse relativement intuitive était encore peu formalisée jusqu'alors dans un contexte d'architecture dynamique. Appliquée à notre problématique elle indique clairement que **les modifications induites par toute opération de conduite** (taille, arcure), **notamment en terme de ramification axillaire, sont probablement dépendantes du nouveau contexte environnemental, microclimatique** (ex., contexte lumineux) **et architectural** (ex., dominance relative par rapport à d'autres pousses adjacentes), **dans lequel est placée la pousse.**

Cette réflexion préliminaire sur le **passage du niveau pousse isolée au niveau pousse dans un arbre entier** montre la **complexité des interactions**. Elle justifie **l'élaboration d'un modèle conceptuel** conjuguant une **approche déterministe**, basée sur la connaissance des **relations structure-fonction** (ex., Allen *et al.*, 2005 pour les relations source-puits), et une **approche stochastique**, basée sur des modèles de représentation des **processus de croissance, de ramification et de floraison** (ex., Guédon *et al.*, 2001 pour la ramification). La mise en œuvre de l'approche arbre entier, dans un contexte général de manipulation de l'arbre se concrétise dans notre équipe par un **projet de thèse**, mobilisant les connaissances acquises dans mes travaux (en lien avec mon projet de recherche sur l'arcure exposé ci-après) et les compétences en modélisation/simulation développées en relation avec l'équipe VP de l'UMR DAP³⁵.

2 5 – Conclusion sur les aspects architecture et fonctionnement

Ces travaux analysant, sur arbre entier, **l'interception de la lumière en relation avec la distribution et la croissance des rameaux et la qualité de la fructification** renforcent **l'intérêt de l'approche architecturale** de l'arbre pour aborder de façon analytique et plus explicative des interactions aux plans du végétal lui-même (ex. : relation typologie raméale et fructification, opérations de taille et répartition des différents type de pousses dans la frondaison, relations c le microclimat lumineux) et avec les bio-agresseurs (ex., dynamique de croissance et répartition spatiale des pousses et infestations). Cette recherche est originale au plan international, tant par les supports expérimentaux (manipulations innovantes de l'architecture) que par la méthodologie de reconstruction informatique des arbres (couplage de la digitalisation et de lois allométriques pour les calculs de nombre de feuilles et de surface foliaire) permettant l'analyse de l'interception de la lumière par le calcul du STAR. Initialement engagés dans deux actions transversales INRA PFI et PIC ces résultats alimentent actuellement mon **implication dans le programme européen ISAFRUIT** (2006-2009) où les aspects conduite de l'arbre et fructification

³⁴ Rapport entre la longueur d'une pousse et son diamètre

³⁵ Thèse démarrant en 2007 sur le thème « Elaboration d'un modèle conceptuel de croissance réactif aux interventions de conduite culturale et son application au pommier » (D Fumey, CNERTA-ENESAD). Co-encadrement : C Godin (VP) et E Costes (AFEF). Je participe à l'encadrement et fait partie du comité de thèse

que je développe sont confrontés aux méthodes classiques de gestion de la charge en fruit des arbres par éclaircissages chimique et manuel³⁶.

Par ailleurs, les premiers résultats obtenus sur la **relation entre architecture et bio-agresseurs** chez le pommier sont à la base de ma participation à la réflexion conduite par le **CIRAD-FLHOR / PERSYST** de la Réunion, sur l'étude des **relations entre la croissance et la phénologie du manguier et les infestations par deux bio-agresseurs** importants pour cette espèce (Anthracnose, *Xanthomonas* sp. pv. *mangiferaeindicae*).

³⁶ Collaboration avec L. Brun (UERI, Gotheron)

Perspectives

Approche du déterminisme de la ramification axillaire de la pousse de pommier soumise à l'arcure – Hypothèse d'une relation entre architecture et hydraulique

NIVEAU D'ETUDE	RAMIFICATION AXILLAIRE ET HYDRAULIQUE
LOCALISATION GEOGRAPHIQUE DE LA COLLABORATION	
LOCALE	Architecture / Morphologie : ↳ AFEF Modélisation : ↳ AFEF, VP Histologie : ↳ AFEF, PHIV (IFR 127)
NATIONALE	Biomécanique : ↳ PIAF Hydraulique : ↳ PIAF
INTERNATIONALE	Architecture de la pousse, arcure, hydraulique : ↳ Université Kyung-Hee – Corée du Sud <i>Acrotonie, dominance apicale :</i> ↳ Université de Stellenbosch – Afrique du Sud <i>Ramification axillaire, floraison en climat à hiver doux :</i> ↳ EMBRAPA, EPAGRI – Brésil

FIGURE 11 (extrait de la FIGURE 1). Perspectives de recherche : Approche du déterminisme de la ramification axillaire de la pousse de pommier soumise à l'arcure – Hypothèse d'une relation entre architecture et hydraulique. Thèmes scientifiques et collaborations formelles (en gras ; co-rédaction de documents, accueil d'étudiants) ou informelles (*en italique* ; échanges scientifiques).

ENCADRE 5 – L'ARCURE EN ARBORICULTURE FRUITIERE

L'**arcure** est utilisée en **arboriculture fruitière** pour maintenir l'arbre dans un volume déterminé et maîtriser l'intensité et l'orientation de la croissance des branches individuelles. On lui attribue généralement un rôle stimulant sur la floraison, mais ce point est discuté (références en^{A11}). Sur un plan architectural, elle limite les phénomènes de réitération et perturbe donc relativement moins l'architecture de l'arbre que la taille.

Les études sur l'arcure sont souvent développées dans un contexte appliqué. Elles restent anciennes et peu nombreuses, souvent peu précises sur les méthodes expérimentales. Elles mettent en évidence plusieurs facteurs susceptibles de moduler les effets morphologiques de l'arcure : stade phénologique de réalisation, intensité de pliage, vitesse d'application (brusque vs. progressive), temps de maintien avant une remise éventuelle à la verticale (références en^{A11}).

Au-delà de l'intérêt appliqué de cette manipulation, **l'arcure constitue un bon modèle de perturbation de l'architecture initiale.** En comparaison avec la taille, qui par définition supprime une partie du système axial et provoque la formation de complexes réitérés régénérant tout ou partie du système taillé, l'arcure s'applique à un ensemble ramifié ou une pousse individuelle dont l'architecture initiale est laissée intacte. Elle permet donc des comparaisons avec des plants témoins en port libre.

L'analyse de l'architecture d'un système ramifié implique de connaître les relations topologiques entre organes mais également leurs orientations dans l'espace. Ce dernier point est souvent apprécié qualitativement (ex., branche érigée vs. arquée / inclinée). Dans un contexte d'architecture soumise à des manipulations, il est nécessaire de travailler d'une part sur l'**identification et la quantification de la manipulation** mise en œuvre, d'autre part sur l'**analyse proprement dite des effets de celle-ci**.

Mon projet englobe ces deux aspects et mobilise des compétences en différents domaines (**FIGURE 11**) :

L'**identification et la quantification de la manipulation** (ex., avec quelle « intensité » est réalisée l'arcure) requiert des compétences en **biomécanique**.

L'**analyse des effets de la manipulation** est réalisée à deux niveaux dont nous considérons qu'ils sont étroitement corrélés (cf **Contexte scientifique**, ci-après) : **architecture** de la pousse (ex., effets de l'arcure sur la densité de ramification ou la floraison), et **hydraulique** (ex., résultant des déformations mécaniques imposées à la pousse).

J'ai choisi de travailler sur l'**arcure** car bien que ce type de manipulation soit classique en arboriculture fruitière, la littérature sur le sujet reste essentiellement empirique et ancienne (**ENCADRE 5**).

L'espèce-support est le **pommier** qui présente une forte richesse d'expression axillaire (bourgeon latent, végétatif, inflorescence, ramification sylleptique, extinction). Je privilégie l'**échelle pousse annuelle** qui est le niveau d'intégration auquel ont été élaborées les principales notions de distribution des potentialités axillaires.

J'expose dans un premier temps le **contexte scientifique** dans chacun des domaines sollicités :

- **Biomécanique**. Ce volet se rattache à un ensemble de connaissances acquises sur le **gravimorphisme** chez les végétaux.
- **Architecture de la pousse** âgée d'un an.
- **Hydraulique et organogenèse**. Cette relation est travaillée dans un **contexte corrélatif** : sur la base de travaux récents, l'**hypothèse d'une relation positive entre la conductance hydraulique** à l'interface axe-bourgeon et l'**organogenèse** puis la croissance du bourgeon est reprise et approfondie.

Je développe, dans un second temps, la **stratégie** mise en œuvre.

1 – Contexte scientifique et pistes de recherche

1 1 – Gravimorphisme et biomécanique

En analyse architecturale, l'**orientation naturelle de croissance de la pousse**, **orthotrope** (orientation verticale), **diagravitrope** (orientation horizontale) ou **plagiotrope** (orientation à tout autre angle), est un critère discriminant majeur (Hallé *et al.*, 1978). Il distingue notamment les modèles architecturaux à dimorphisme axial marqué (ex., modèle de Massart où le tronc est orthotrope et les branches latérales diagravitropes) des modèles où toutes les pousses sont orthotropes (ex., modèle de Rauh, englobant les principales espèces fruitières tempérées dont le pommier). Cette orientation de croissance est marquée par différents caractères dont la phyllotaxie : typiquement distique pour le rameau diagravitrope, alterne spiralée pour le rameau orthotrope (Givnish, 1995).

L'**orientation naturelle de la pousse peut être modifiée sous l'influence de stimuli externes** : action mécanique, lumière, gravité. Dans la réalité il est parfois difficile de séparer ces différents stimuli. Ainsi dans ce projet, la mise en œuvre de

l'arcure conjugue la réorientation proprement dite de la pousse par rapport à la gravité et le maintien de celle-ci dans une position déterminée qui correspond davantage à une contrainte mécanique. Les effets induits par ce deuxième facteur sont habituellement désignés par le terme **thigmomorphogenèse**³⁷. Toutefois, en cohérence avec la littérature existant sur l'arcure, je retiendrai le terme plus générique de **gravimorphisme**³⁸ pour désigner les **effets de la réorientation spatiale d'une pousse sur la croissance axillaire** (Wareing et Nasr, 1961).

Les effets de l'arcure se traduisent par une architecture de la pousse et une anatomie de l'axe arqué différentes de celles observées sur la pousse ayant une même orientation en port naturel (ex., axe plagiotrope vs. axe incliné artificiellement ; Champagnat et Crabbé, 1974 ; Veierskov *et al.*, 2007). Le schéma interprétatif décompose les étapes suivantes : perception du stimulus, transduction, réception, réponse (Salisbury, 1993 ; Crabbé, 1994). Pour chacune de ces étapes, les facteurs impliqués ont fait l'objet de nombreuses hypothèses. La variabilité des résultats et des interprétations, également liée à la diversité des stimuli, ne permet pas de proposer actuellement un schéma d'ensemble cohérent de l'action du stimulus sur les réponses physiologiques et morphologiques observées³⁹.

L'arcure est habituellement caractérisée par l'angle reliant la base au sommet de la pousse, ou par le poids (propre – feuilles, fruits –, ou artificiel) appliqué. Dans les deux cas, l'état mécanique de la pousse arquée n'est pas connu, notamment parce que ces méthodes ne tiennent pas compte de la géométrie initiale de la pousse.

Coutand et Moulia (2000) et Coutand *et al.* (2000) montrent sur pousse de tomate soumise à des arcures, que son **allongement est sensible à la déformation** (variable mécanique locale égale au produit de la courbure par le rayon de la pousse) et non la force exercée ou la contrainte perçue par la pousse. Le **champ de déformation** le long de la pousse est étroitement **lié aux caractéristiques géométriques de taille** (longueur, diamètres base et sommet) **et de forme** (élancement : rapport entre longueur et diamètre moyen ; défilement : décroissance métrique du diamètre ; Alméras *et al.*, 2004) de la pousse. La comparaison inter-génotypique des effets d'arcures imposant des champs semblables de déformation doit donc intégrer des rayons différents de courbure selon les caractéristiques morphométriques des pousses de chaque génotype⁴⁰.

³⁷ Le terme de thigmomorphogenèse est employé ici dans un sens général (Telewski, 2006). Il est souvent utilisé pour désigner des perturbations mécaniques de très faibles amplitudes et s'adresse alors à des territoires de petite taille, cellules ou groupe de cellules (ex., influence de la manipulation d'une tige sur l'allongement des entre-nœuds, Jaffe *et al.*, (2002), Mitchell et Myers (1995))

³⁸ On distingue ce premier terme du terme gravitropisme qui s'applique à l'orientation de croissance de la pousse arquée elle-même (Crabbé, 1994)

³⁹ Ainsi sur les facteurs de perception du gravitropisme, l'hypothèse des amyloplastés qui a longtemps prévalu a été remise en cause par la mise en évidence d'une réponse gravimorphique sur un mutant d'*Arabidopsis thaliana* ne synthétisant pas d'amidon (Salisbury, 1993). Il semblerait que d'autres corps cellulaires, ou le poids du protoplasme lui-même, soit en cause (Moulia *et al.*, 2006). De même l'hypothèse de l'implication de l'éthylène dans la réponse aux sollicitations mécaniques, classiquement avancée, semble être remise en cause par l'observation de réponses similaires chez des mutants déficients en éthylène (Niklas *et al.*, 2006). Sur les facteurs de transduction, un article sur *Abies balsamea* (Sapin baumier ; Little et Lavigne, 2002) propose l'inhibition de la synthèse et du transport de l'AIA consécutive à l'inclinaison, comme facteur possible de la diminution de la capacité d'importation des photoassimilats dans l'axe. Il est toutefois admis que l'AIA n'est qu'un des facteurs en cause (Booker *et al.*, 2003)

⁴⁰ En réalité, les pousses présentant généralement un défilement (diamètre décroissant de la base vers le sommet), la quantification de l'état mécanique peut se faire en appliquant soit une courbure constante soit une déformation constante le long de la pousse. Dans le premier cas, le champ de déformations longitudinales est hétérogène. Dans le second cas, le champ de courbure est hétérogène. Ce choix ne conduira pas obligatoirement au même résultat. D'un point de vue pratique, il est beaucoup plus facile d'appliquer un champ de courbure constant : on peut arquer le rameau sur un guide circulaire de rayon connu. Appliquer un champ de courbure hétérogène implique de calculer ce

*Dans mon projet, la biomécanique est considérée comme une variable d'entrée, et consiste essentiellement à uniformiser les déformations appliquées et donc à **préciser la méthodologie de mise en œuvre de l'arcure sur une gamme de génotypes caractérisés par des géométries différentes de pousses***⁴¹.

*Je fais l'hypothèse que ces résultats sur le **gravitropisme** (croissance de l'axe arqué) chez la tomate sont pertinents pour la mise en œuvre et l'analyse du **gravimorphisme** (développement des axillaires) sur la pousse de pommier. **Un élément important à la base de ce projet est donc d'extraire de la variabilité globale attendue la part effectivement liée à la sensibilité à la déformation biomécanique imposée par l'arcure, en éliminant la part liée spécifiquement à la géométrie de la pousse. On veillera donc à travailler sur des pousses mises dans un état de déformation semblable.***

1 2 – Architecture de la pousse

Le **déterminisme de la nature** (prolepsie/syllepsie ; latence, orientation végétative ou florifère) et, dans une certaine mesure, du **potentiel de croissance de la ramification axillaire** peut être à déterminisme très précoce, dans certains cas dès la mise en place du métamère porteur (Shimizu-Sato et Mori, 2001; Brunel *et al.*, 2002 ; Benett et Leyser, 2006). Il implique un **processus en deux étapes** : l'**initiation du méristème axillaire** et sa **croissance ultérieure** (Wang et Li, 2006). La première étape fait appel à deux hypothèses selon qu'on considère que le méristème axillaire est issu de cellules provenant directement du méristème apical ou qu'il provient de cellules qui se différencient à l'aisselle de la feuille (Leyser, 2003 ; Alvarez *et al.*, 2006). La seconde étape a été analysée tant au plan du contrôle génétique (ex., sur pommier, le potentiel de croissance est corrélée négativement avec l'expression du gène KNP2 ; Brunel *et al.*, 2002)⁴² que des mécanismes hormonaux sous-jacents (hypothèse d'un rôle de l'AIA produit par le méristème apical, en interaction avec l'ABA produit par les racines, régulateur de la synthèse – éventuellement locale - et du transport dans le bourgeon d'un second messager, les CK [Cook and Bostedt, 2001 ; Cook *et al.*, 2001 ; Booker *et al.*, 2003 ; Cline et Oh, 2006] ; hypothèse complémentaire d'autres signaux, SMS (*shoot-multiplication signal*), produits de dégradation des caroténoïdes, également contrôlés par l'AIA/ABA [Beveridge, 2006 ; Cline et Oh, 2006]). Cette seconde étape, qui comprend la croissance immédiate du méristème axillaire (syllepsie) ou dans le cas le plus général sur pommier l'élaboration du bourgeon et sa croissance ultérieure, inclut la mise en place des pièces préformées et l'orientation de l'organogenèse (ex., méristème végétatif vs. florifère). Elle constitue le cœur des travaux réalisés en architecture végétale.

La littérature architecturale aborde la **ramification latérale sur une branche sous deux angles**.

Le premier aspect est **positionnel** : il décrit la **distribution** des différents types de rameaux (ex., latent, végétatif) et leur **potentiel de croissance** (court / long), le long de l'axe porteur. Les notions de **dominance apicale** (sur le rameau en croissance : inhibition des bourgeons axillaires par l'apex) et d'**acrotonie** (sur le rameau plus âgé : préséance de débourrement et/ou potentiel de croissance plus important des bourgeons axillaires sub-terminaux) sont classiques pour décrire la distribution des croissances axillaires le long d'un **rameau en position érigée**. J'ai montré que la notion d'acrotonie,

⁴¹ Une approche corrélative est menée en parallèle par l'équipe de biomécanique du PIAF, où il s'agit davantage d'analyser les relations entre les déformations mécaniques au niveau de l'axe d'une part, et du bourgeon axillaire d'autre part, et de les relier au devenir du bourgeon

⁴² De façon plus générale, la formation des méristèmes axillaires est potentiellement contrôlée par deux catégories de gènes distinctes, respectivement « répresseurs » et « promoteurs » (Benett et Leyser, 2006)



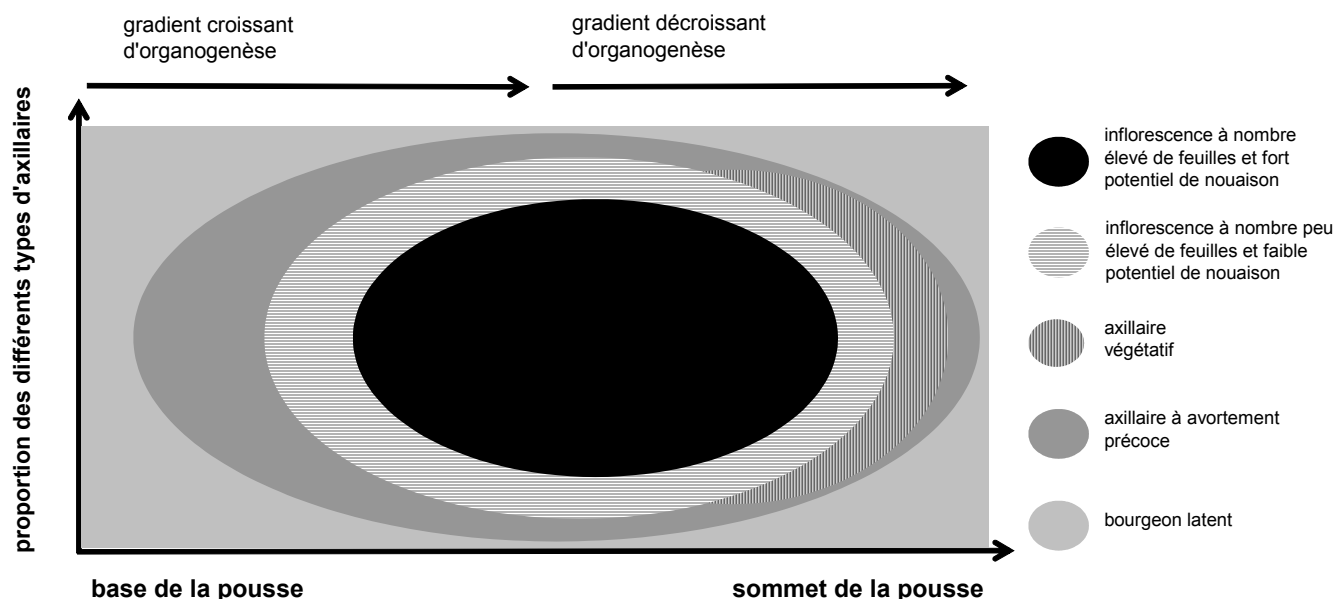


FIGURE 12. Succession base – sommet des différents types d'axillaires sur bois d'un an de la pousse de pommier (cultivar 'Braeburn')(référence A13). Cette structure en pelure d'oignon (*onion-skin like structure*) peut être interprétée par un gradient croissant puis décroissant de l'organogenèse des bourgeons axillaires préformés.

ENCADRE 6 - EFFETS DE L'ARCURE ET ROLE DES CARACTERISTIQUES ARCHITECTURALES DU GENOTYPE

Les deux aspects de la ramification axillaire, positionnel et fréquentiel, peuvent être affectés par l'arcure. Différents travaux à orientation agronomique montre que **l'arcure stimule généralement la ramification axillaire** (aspect fréquentiel ; Naor *et al.*, 2003 ; Hampson *et al.*, 2004) avec des effets variables sur le rapport axillaires végétatifs / inflorescences (voir références en^{A11}), et agit sur la phénologie (ex., floraison avancée sur angiospermes ; Meilan, 1997). L'hypothèse d'une réduction par l'arcure du transport d'auxine a été proposée pour expliquer les effets d'arcures sur la levée de dormance des bourgeons axillaires (Faust *et al.*, 1997). Par ailleurs, **l'arcure modifie le gradient acroton** (aspect positionnel) en favorisant la croissance de ramifications latérales au voisinage de la zone arquée et sur la face supérieure (Crabbé, 1987).

J'ai fait l'hypothèse que la proportion d'inflorescences axillaires sur la pousse en port naturel (aspect fréquentiel) est un autre facteur susceptible d'influencer les réactions morphologiques à l'arcure. J'ai montré sur deux génotypes contrastés sur ce caractère^{A11} que **l'arcure réalisée en période supposée maximale d'induction florale** (juin dans l'hémisphère nord) **stimule globalement la floraison du génotype à forte proportion d'inflorescences axillaires** ('Chantecler') en augmentant la proportion d'inflorescences sur le bois de 1 an et en diminuant l'extinction sur les bois de 2 et 3 ans. Par contre, l'arcure n'a pas d'effet significatif sur la floraison et sur l'extinction du génotype à forte proportion d'axillaires végétatifs ('Pitchounette').

Ces résultats montrent donc, d'une part que l'effet de l'arcure sur la floraison est, tout au moins partiellement, dépendant du génotype, d'autre part que, outre les facteurs connus modulant les réactions à l'arcure (ex., stade phénologique de réalisation, temps de maintien), **les caractéristiques architecturales propres du génotype** (ici la proportion d'inflorescences sur bois de 1 an) **sont à prendre en compte.**

généralement utilisée pour décrire la répartition des axillaires végétatifs longs correspond en réalité à un concept plus large englobant notamment un gradient acropète de fréquence d'axillaires fonctionnels - et parmi ceux-ci une augmentation acropète de la fréquence d'inflorescences -, et une augmentation basipète de la fréquence d'extinction^{A4}. Sur la **pousse arquée**, j'ai montré une **baisse globale de la fréquence d'extinction** par rapport à la pousse érigée^{A11}. Dans ce dernier cas toutefois, la **répartition précise des sites d'extinction**, le long et autour de la pousse, n'a pas été analysée.

La répartition des axillaires le long d'un axe porteur a été modélisée par des zones (*states*) successives, chacune étant caractérisée par un mélange de différents types d'axillaires (ex., latent, inflorescence, rameau court, rameau long ; voir synthèse dans Guédon *et al.*, 2001). Sur pommier, j'ai montré^{A13} que **la succession base – sommet des différents types d'axillaires sur bois d'un an peut être interprétée par un gradient croissant puis décroissant de l'organogenèse du bourgeon préformé (FIGURE 12)**. Dans cette **structure en pelure d'oignon (*onion-skin like structure*)**, le **déterminisme du type de fonctionnement du rameau axillaire semble contrôlé** par un double phénomène : la **dynamique de croissance de l'axe porteur** (ex., une rythmicité de croissance intra-annuelle provoque typiquement la croissance immédiate de rameaux latéraux, souvent courts et à floraison terminale l'année suivante, sous l'arrêt de croissance), et les **caractéristiques morphométriques du métamère parent** (ex., l'inflorescence axillaire est portée par un métamère caractérisé par un rapport biomasse foliaire/biomasse totale élevé, i.e., peu axialisé, et par une croissance foliaire initiale importante ; **ENCADRE 1**)^{A13,A16}.

La **ramification latérale** est également abordée sous un **aspect fréquentiel**. J'ai montré des **différences significatives entre génotypes dans les proportions d'inflorescences sur le bois de 1 an**^{A11}. D'autres auteurs mentionnent également ces différences entre génotypes sans analyse quantitative (Labuschagné *et al.*, 2003 ; Planchon *et al.*, 2003a, 2003b).

Ce survol bibliographique indique deux pistes potentielles de recherche :

- **Effet de l'arcure sur la fréquence et la position des différents types d'axillaires.** Un effet classique de l'arcure est la modification du gradient acrotone (Crabbé, 1987). Or celui-ci ne s'appuie que sur la répartition des ramifications végétatives longues. Je fais l'hypothèse que, pour un génotype donné, l'arcure est susceptible de modifier non seulement la distribution de ces rameaux végétatifs mais également celle des autres types de ramification, latents et inflorescences notamment.

- **Variabilité des effets en fonction des caractéristiques architecturales propres du génotype (position, fréquence de la ramification axillaire) (ENCADRE 6).**

Par ailleurs, une hypothèse classique relie le plastochrone intra-gemmaire (i.e., à l'intérieur du bourgeon au cours de sa préformation) et la probabilité d'évolution vers la floraison (Crabbé et Escobedo-Alvarez, 1991). **On peut alors faire l'hypothèse que la stimulation de la floraison par l'arcure sur certains génotypes est liée plus généralement à une stimulation de l'organogenèse et éventuellement de la différenciation des ébauches à certaines phases clés du développement du bourgeon.**

Enfin, l'étude de la transformation florale du bourgeon axillaire constitue un aspect original de mon projet. La majorité des travaux sur la floraison du

POUSSE FEUILLEE

Matériel végétal : Pommier - variabilité génétique de géométrie d'axe et d'architectures

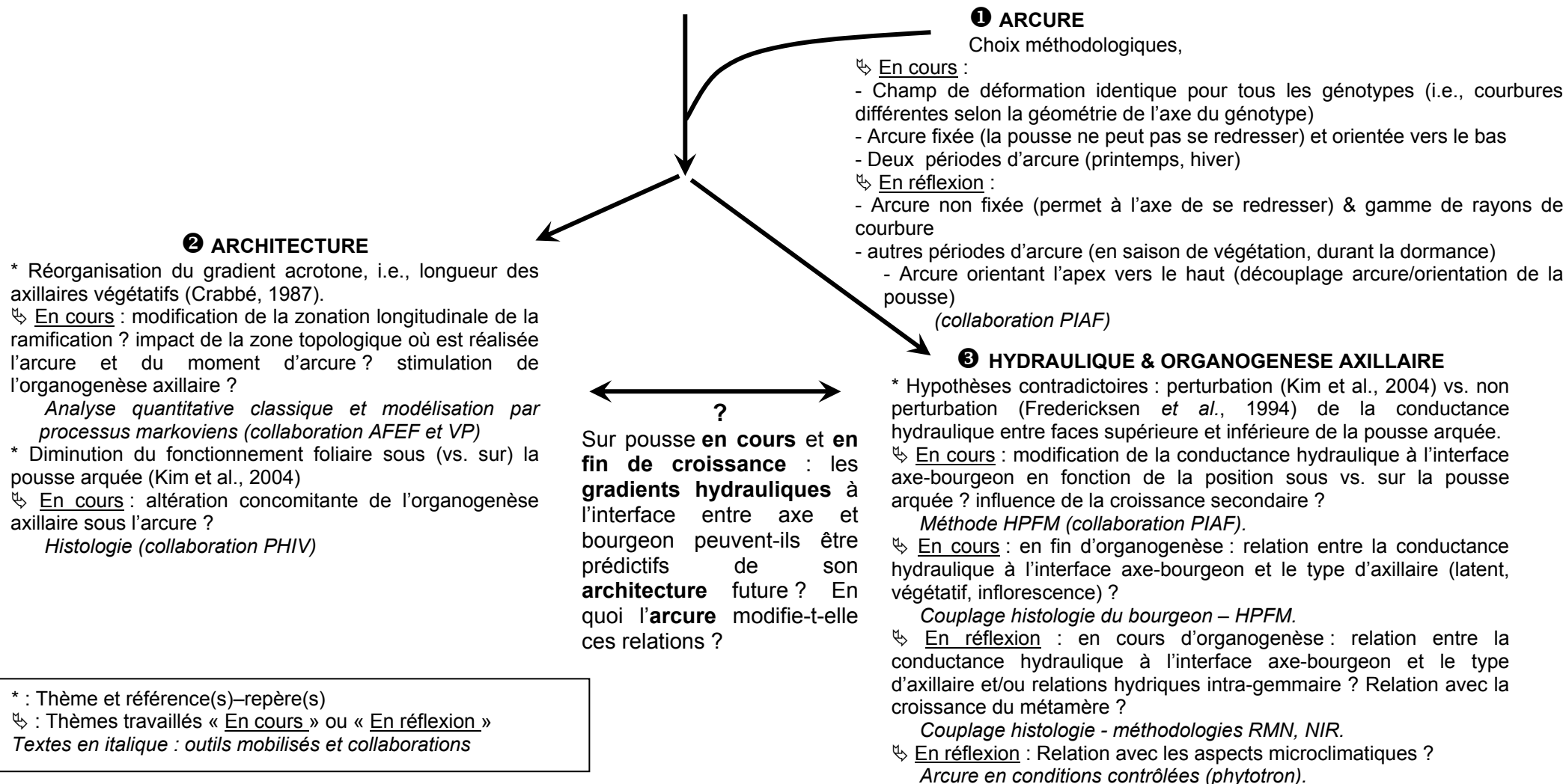


FIGURE 13. Arcure de la pousse du pommier – Une question générale est posée (?) – Je précise les choix méthodologiques de mise en œuvre de l'arcure (①), et le développement du projet aux niveaux Architecture (②) et Hydraulique-Organogenèse (③). Pour ces deux thèmes, j'indique des références bibliographiques repère ainsi que les hypothèses travaillées en cours ou en réflexion.

*pommier portent en effet sur le bourgeon terminal du rameau court, c'est à dire dans un contexte où le développement intra-gemmaire conduisant à la floraison se produit suite à l'arrêt de croissance de la pousse végétative sous-jacente (voir par exemple les articles de Mehri et Crabbé (2002), et Foster et al. (2003)). Le contexte de ce projet est différent puisqu'il s'agit ici de **suivre la formation du bourgeon axillaire dès son apparition à l'aisselle de la feuille axillante, sur le métamère en croissance.***

1 3 – Hydraulique et organogenèse

Sur pommier, un travail ancien montre une **diminution du « transport de l'eau » sur la pousse arquée**, par rapport à la pousse érigée (Cristoferi et Giachi, 1964). D'autres travaux, montrant une stimulation de la croissance axillaire dans la portion située en sommet d'arcure et sur la face supérieure du rameau, suggèrent des modifications hydrauliques à l'intérieur de la pousse arquée entraînant l'accumulation préférentielle de métabolites dans ces zones (Smith et Wareing, 1966) ou des modifications de transports d'hormones (Little et Lavigne, 2002). Par ailleurs, Kim et al. (2004) sur rosier montrent une stimulation du fonctionnement foliaire (activité photosynthétique, conductance stomatique, transpiration) des feuilles situées sur la face supérieure de la pousse arquée par rapport aux feuilles situées sur la face inférieure. Ils font l'**hypothèse** (non vérifiée) **d'une conductivité hydraulique plus élevée sur la face supérieure**. Toutefois, Fredericksen et al. (1994) sur tronc de *Pinus taeda* constatent que l'arcure provoque des dommages dans les tissus conducteurs de la face inférieure mais sans altération de la conductivité hydraulique.

Plus récemment, Cochard et al., (2005) montrent, sur pousses de hêtre en port naturel et avant débourrement printanier, une bonne **corrélation entre le nombre de pièces préformées dans le bourgeon et la conductivité hydraulique xylémienne à la base de ce bourgeon**. Cette corrélation positive ne permet pas de faire l'hypothèse d'une relation de causalité entre les deux phénomènes.

Mon projet s'inscrit dans la suite du travail de Cochard et al. (2005). Il a deux objectifs :

- valider ces résultats sur pousses érigées de pommier et étendre l'étude à des pousses arquées. L'arcure étant ici un moyen expérimental efficace de créer une hétérogénéité entre faces supérieure et inférieure aux niveaux mécanique, hydraulique et du microclimat lumineux.***
- analyser la dynamique de cette relation eau-organogenèse en travaillant sur pousse en croissance (bourgeons en cours de formation). Des verrous méthodologiques (hydraulique de tissus primaires en croissance) sont à lever.***

2 – Stratégie

Ce projet de recherche a conduit à la mise en place d'un premier volet expérimental en parcelles de proximité (INRA Melgueil). Son caractère **pluridisciplinaire** constitue un **contexte favorable à l'encadrement de jeunes chercheurs**. J'ai encadré un post-doctorant, HH HAN de Corée du Sud (mars 2005-décembre 2006), sur les aspects architecture et hydraulique. De premiers résultats sont en cours de valorisation (voir note 52 ci-après). Je poursuis la réflexion pour un projet de Post-Doc orienté sur les aspects organogenèse du bourgeon axillaire.

La **FIGURE 13** pose la **problématique scientifique à l'origine de ma démarche**, présente les **principales questions dans les disciplines scientifiques sollicitées**,

et précise les **choix effectués** dans une **phase préliminaire de travail** ainsi que les **travaux en perspective**. La variabilité génétique est prise en compte en considérant cinq **géotypes contrastés** sur le plan de la morphologie de la pousse et de la fréquence des différents types d'axillaires.

Je développe ci-dessous plus particulièrement trois aspects :

- ❶ : mise en œuvre de l'arcure
- ❷ : architecture
- ❸ : hydraulique et organogenèse axillaire

2 1 – Mise en œuvre de l'arcure

Les **choix actuels** privilégient l'application d'un **champ de déformation identique pour tous les géotypes**. En fonction des premiers résultats, une **extension de ce projet** pourra inclure une **gamme de variation du rayon de courbure** ou des arcures à **courbure non fixée** (poids) mais dont les champs de déformations seront calculées.

Trois points appellent des commentaires particuliers :

- l'**arcure à courbure fixée**, en lien avec l'**anatomie de l'axe**,
- la **réalisation en deux périodes du cycle végétatif**, en lien avec les **cadres topologiques et temporels**,
- l'**arcure avec orientation de l'axe vers le bas**, en lien avec les **aspects écophysiologiques**.

2 1 1 – Arcure et anatomie de la pousse

Il est acquis que l'arcure provoque une **asymétrie de l'anatomie du rameau** marquée par l'accroissement de l'épaisseur des tissus xylémiens et phloémiens sur la face supérieure de l'axe (Scurfield et Wardrop, 1962) et par des **zones de bois de tension** (caractérisé par une couche G, couche interne gélatineuse, épaisse ; Pilate *et al.*, 2004) dont la répartition se superpose en général aux épaisissements des tissus conducteurs (Chanson, 1992). **Ce schéma décrit correctement ce qui se passe en cas d'arcure permettant une ré-orientation de la zone arquée** (ex., application d'un poids) : le bois de tension accompagne alors classiquement la ré-orientation de la pousse (Fisher et Stevenson, 1981). Toutefois le déterminisme de formation de ce bois de tension est contrôlé par un système plus complexe qu'une simple réponse à un stress ou à la gravité, notamment l'organisation architecturale de l'arbre (Chanson, 1992).

*Il y aura lieu de vérifier l'impact de cette réorganisation du bois sur la conductance hydraulique à l'interface axe-bourgeon sur les faces supérieure et inférieure de la pousse arquée. Les travaux de Ruelle *et al.* (2006) montrant une augmentation de la fréquence de vaisseaux dans le bois de la face inférieure de la pousse arquée (« bois opposé ») peuvent en effet suggérer une augmentation de la conductance hydraulique à ce niveau (voir ce point de discussion au § 2 3).*

Par ailleurs une réflexion est en cours sur l'intérêt de comparer des arcures fixée vs. non fixée, et les effets d'intensités variables de rayons de courbure.

2 1 2 – Cadres topologique et temporel

Le choix actuel porte sur des **arcures réalisées en deux périodes distinctes** de la croissance : croissance active de la pousse (« arcure de printemps »), arrêt hivernal de croissance (« arcure d'hiver »). Les pousses sont respectivement à 30-40% et à 100% de leur longueur finale. Dans les deux cas, l'arcure est réalisée dans

la partie distale de la pousse au moment de la manipulation. Toutefois, dans le premier cas il s'agit de la partie basale de la pousse relativement à sa longueur finale, dans une zone riche en rameaux sylleptiques et bourgeons latents ; dans le second cas, il s'agit de la moitié distale de la pousse, riche en axillaires végétatifs et en inflorescences (cf. résultats moyens sur pousses érigées de différents génotypes ; Costes et Guédon, 2002). Par ailleurs, alors que l'organogenèse axillaire est active lors de l'arcure de printemps, elle est achevée en arcure d'hiver.

Il n'est pas possible de **découpler** totalement le **cadre topologique** (zone le long de la pousse) du **cadre temporel** (moment de manipulation durant la saison de végétation) puisqu'une arcure en début de saison de végétation ne peut porter que sur la partie basale de la pousse. Par ailleurs, une arcure d'hiver sur cette même zone risque d'entraîner une cassure importante des pousses. Toutefois un découplage partiel peut être envisagé en arquant des pousses à différents niveaux topologiques, en phase de ralentissement puis d'arrêt de croissance (été – automne) dans une période où l'organogenèse axillaire est supposée active et avant une croissance secondaire trop importante.

Ces analyses effectuées en période de croissance végétative, ou tout au moins d'organogenèse active, peuvent être complétées par l'étude de la **réactivité à l'arcure en différentes périodes durant la phase hivernale** marquée par un arrêt de la croissance morphologique mais caractérisée par une **évolution de la dormance**. Il est en effet acquis que la levée de dormance (i.e., acquisition de la capacité de croître du bourgeon isolé quand il est mis en conditions favorables de température et d'humidité) s'effectue plusieurs semaines avant le débourrement effectif en conditions naturelles. Il est alors probable que la réalisation de l'arcure avant ou après cette levée de dormance n'aura pas les mêmes effets.

*A titre prospectif, cette analyse pourrait s'enrichir d'une **analyse comparative avec le pommier en climat à hiver doux au Brésil**⁴³ où le débourrement des bourgeons, et plus généralement la phénologie, est désynchronisé entre pousses au sein de la frondaison et entre axillaires le long d'une même pousse. Le lien entre la ramification latérale et la rythmicité des croissances primaire et secondaire, et la relation avec l'hydraulique de l'axe, seraient approfondis dans ce cadre.*

2 1 3 – Découplage entre arcure et orientation de la pousse

Dans notre schéma expérimental l'**arcure oriente l'extrémité de la pousse vers le bas** (géotropisme positif) : la face en tension de la pousse est orienté vers le haut tandis que la face en compression est orientée vers le bas. Il est alors possible que la position du bourgeon axillaire sur l'une ou l'autre face soit couplée à une variation significative de variables écophysiologiques (température, humidité, éclaircissement) susceptibles d'influer sur son développement. **Ce dispositif ne permet donc pas de découpler arcure et orientation de la pousse**. Un **dispositif en conditions contrôlées** (ex., éclaircissement anisotrope, arcure orientant l'apex vers le haut ; géotropisme négatif) pourra être envisagé dans cet objectif.

⁴³ Réflexion engagée avec l'Université de Santa Catarina, Florianopolis, et le réseau de stations de recherche EPAGRI de l'état de Santa Catarina

2 2 – Architecture

Sur la base méthodologique définie plus haut, **l'analyse des données consiste à relier un champ calculé de déformation** (et sa dynamique temporelle liée à l'évolution des dimensions de la pousse en cours de saison) **à la distribution observée des types de rameaux latéraux**. Pour un génotype donné, une des **hypothèses** que nous pourrions tester est que **la densité/distribution des axillaires est d'autant plus modifiée par l'arcure que la déformation induite est importante** (ex., en cas de faible élancement de la pousse porteuse).

Deux points appellent des commentaires particuliers :

- la **variabilité génétique** en lien avec la **réactivité à l'arcure**,
- l'**organogenèse et la viabilité du bourgeon** en lien avec l'**organisation ultérieure de la ramification**.

2 2 1 - Variabilité génétique

La variabilité génétique architecturale du pommier explorée au travers de plusieurs études complémentaires dans notre équipe (ex.^{A11,B3} ; Costes et Guédon, 2002) nous permet de travailler sur des types contrastés pour les caractères de **densité de ramification**, et de **fréquence et de distribution des différents types d'axillaire**, ainsi que sur le critère de **géométrie de l'axe**. La gamme actuelle de cinq génotypes pourra être étendue vers des types plus contrastés sur ce dernier critère (ex., pommier « colonnaire » à très faible élancement).

2 2 2 - Dynamique de l'organogenèse et viabilité du bourgeon

La plus grande **fréquence de débourrement** sur pousse arquée (**ENCADRE 6**) peut être liée à deux composantes architecturales : diminution des **bourgeons latents** et/ou diminution des **bourgeons avortés**. Ces deux aspects, non différenciés dans la littérature, sont donc analysés dans mon projet. De premiers résultats⁴⁴ obtenus sur la portion arquée uniquement (les parties proximale et distale à l'arcure ne sont pas considérées) montrent que les effets de l'arcure doivent être analysés à deux échelles.

- **Globalement, l'arcure de la zone proximale au printemps stimule la croissance en rameaux végétatifs de bourgeons initialement latents**. L'hypothèse d'une **action directe de l'arcure sur l'organogenèse du bourgeon** semble donc vérifiée (cf. § 1 2).

- **Localement**, nous mettons en évidence un **effet significatif de la position radiale** (position autour de la pousse) : la **face inférieure** est caractérisée par un **avortement des bourgeons significativement plus élevé que la face supérieure**. On montre par ailleurs que cet avortement touche aussi bien les pousses arquées en cours de croissance (juin) que celles arquées durant la phase de dormance (hiver). Dans le premier cas, on peut faire l'hypothèse que l'arcure provoque l'avortement du bourgeon en cours d'organogenèse (non vérifié). Dans le second cas, **l'arcure ne peut agir que sur le bourgeon complètement préformé donc en phase post-organogénétique**. On confirme donc qu'une arcure même tardive et maintenue en début de croissance printanière est suffisante pour orienter durablement l'avenir de l'axillaire. L'accroissement du pool de bourgeons avortés se fait au détriment des inflorescences ou des sylleptiques courts selon le génotype. Ces résultats modulent l'hypothèse de Tromp (1970) qui attribue l'augmentation de la floraison sur pousses mises à l'horizontale à une

⁴⁴ Han et al., 2006.

Par ailleurs, un article est soumis à *Journal of Experimental Botany* : Han HH, Coutand C, Cochard H, Trottier C, Lauri PE. Effects of shoot bending on lateral fate and hydraulics – Invariant and changing traits across five apple genotypes

diminution de l'avortement des inflorescences. Nous montrons ici que la position sur les faces inférieure ou supérieure de la pousse est déterminante.

*Ces premiers résultats nous confortent dans l'intérêt d'**approfondir cette étude dans deux directions.***

- La littérature indique un gradient croissant d'organogenèse et/ou de taille du bourgeon préformé entre les trois types de bourgeons, latent → végétatif → floral, dans cet ordre (Pratt, 1988 ; Brunel et al., 2002). Une **stimulation de l'organogenèse** peut donc en théorie augmenter la fréquence d'un type de bourgeon au détriment du type précédent. Nous observons ici une stimulation par l'arcure de printemps de la transition entre bourgeon latent et bourgeon végétatif, probablement liée à la forte fréquence de bourgeons latents en zone proximale. On peut faire l'hypothèse qu'en **zone distale, plus riche en bourgeons végétatifs, l'arcure est susceptible de stimuler la transformation du bourgeon végétatif en bourgeon floral**. La mise en œuvre d'arcures plus tardive en saison (§ 2 1 2) devrait permettre de répondre à cette question.

- L'étude est jusqu'ici limitée à la zone directement contrainte par l'arcure à l'exclusion des zones proximale et distale à l'arcure. Une analyse globale de la **ramification sur la totalité de la longueur de la pousse par les modèles markoviens** est envisagée.

2 3 – Relations hydraulique-organogenèse

Dans ce projet, quatre points sont abordés ou en réflexion :

- De premiers résultats⁵² sur **arcure de la zone distale en hiver** montrent que la **conductance hydraulique à l'interface axe-bourgeon lors du pré-débourrement suivant est significativement diminuée sur la face inférieure de la pousse arquée**. Ils élargissent donc l'hypothèse causale de Kim et al. (2004) au potentiel de développement de l'axillaire et non seulement au fonctionnement foliaire.

Cette réduction de la conductance hydraulique en pré-débourrement est toutefois indépendante de la croissance secondaire qui n'est pas réalisée durant la période hivernale. Elle résulte probablement d'un phénomène purement mécanique lié à la compression des tissus xylémiens sur la face inférieure de la pousse arquée. Une étude analogue sur des **pousses arquées en période de croissance végétative** (cf. § 2 1 2), permettant à la **croissance secondaire** de se réaliser, permettra de vérifier si l'**augmentation de la fréquence de vaisseaux** dans le bois de la face inférieure de la pousse arquée (« bois opposé » ; Ruelle et al., 2006) est corrélée à une **augmentation de la conductance hydraulique**.

- Il s'agit ensuite de **valider sur pommier la relation entre conductance hydraulique et nombre de pièces préformées**.

Des travaux en cours ont pour objectif de confirmer sur pousse érigée et en différentes situations d'arcure la corrélation positive entre conductance hydraulique et nombre de pièces préformées en l'étendant à d'autres contextes : bourgeons en différentes positions sur la pousse arquée (ex., sous vs. sur l'arcure c'est à dire en situation variable de contrainte mécanique) et appartenant à différentes catégories fonctionnelles (ex., végétatif, floral).

- Nous cherchons également à **vérifier si cette relation peut être prédictive du développement de l'axillaire en considérant l'axillaire en cours de formation sur la pousse feuillée en croissance**. Ce thème pose des problèmes méthodologiques. En effet, dans la relation établie sur bourgeon entièrement préformé les mesures hydrauliques sont réalisées sur les vaisseaux matures. Les appareils classiquement utilisés dans ce cas sont le XYL'EM ou le HPFM (High Pressure Flow Meter). Ces appareils ne peuvent donc pas être utilisés sur des portions de pousses en croissance où l'alimentation en eau est faite par le protoxylème, le phloème ou le symplasme et où les vaisseaux ne sont pas encore fonctionnels. Par ailleurs, il y aura lieu d'analyser les **relations hydrauliques au niveau de la tige embryonnaire** (axe principal de la pousse axillaire préformée) qui sont probablement distinctes de celles existantes à la base du bourgeon et qui, par hypothèse, permettront une approche plus fine des relations entre hydraulique et orientation de l'organogenèse vers le développement végétatif ou floral. **Deux techniques sont potentiellement intéressantes** : la **RMN du proton** (état de l'eau, libre vs. conjuguée) telle que développée par Faÿ *et al.* (2000) sur bourgeons hivernaux de *Picea*, la réflectance dans le **NIR** (Near-InfraRed) ou **MIR** (Middle-InfraRed)(ex. Slaton *et al.*, 2001) pourrait être appliquée et permettrait une **mesure de l'évolution temporelle de l'état hydrique** aux niveaux axe-bourgeon et bourgeon lui-même.

Un travail est envisagé en 2007 qui a pour objectif de mesurer in planta, en saison de végétation, l'évolution du spectre NIR / MIR de bourgeons sur pousse érigée et en situation d'arcure, et de le relier au devenir de ces mêmes bourgeons au printemps suivant.

- Par ailleurs, ce volet hydraulique étant fortement lié à la dynamique de vascularisation du bourgeon, il y aura également lieu d'**étudier parallèlement la progression des connexions axe-bourgeon sur pousse de pommier en croissance (méthode de coloration apoplasmique type Faÿ *et al.* (2000))**. Ce travail permettra également d'approfondir le **lien entre les développements axillaire et foliaire**. Ce thème reste peu travaillé et produit des résultats contradictoires : lien causal fort et positif entre la croissance de la feuille et développement du bourgeon axillaire sur peuplier (Larson et Pizzolato, 1977), relation négative entre ces deux phénomènes sur *Arabidopsis* (avec implication du gène REVOLUTA agissant sur l'allocation différentielle entre ces territoires des cellules méristématiques ou des nutriments ; Schmitz et Theres, 1999). J'ai proposé, sur pommier, de prendre en compte la **dynamique temporelle de mise en place du métamère** et ai montré une fréquence plus élevée de floraison axillaire sur les métamères à fort développement foliaire en début de croissance^{A13,A16}. Ce résultat suggère donc que la **dynamique d'allocation de matière entre la partie foliaire et la partie axiale du métamère peut être déterminante pour le déterminisme de l'axillaire**.

Le suivi dynamique de la mise en place des métamères successifs, et potentiellement de leurs composantes foliaire et axiale, à l'aide d'un dispositif de prise de vue automatisé est actuellement à l'étude dans notre équipe.

3 – Extension de la réflexion vers le contrôle moléculaire de la ramification

La combinaison des approches architecture, biomécanique et hydraulique appliquée à des pousses de pommier en différents contextes d'arcure et à différents stades de développement devrait permettre de proposer un **schéma général d'élaboration de l'architecture de la pousse** comme résultante d'**interactions entre les caractéristiques architecturales propres du génotype et le couple biomécanique-hydraulique**.

A plus long terme, cette approche corrélative devrait enrichir la réflexion sur le **contrôle moléculaire du développement axillaire chez le pommier**. Ce thème, en développement dans notre équipe⁴⁵, donne actuellement la priorité à un caractère architectural particulier, la longueur des entre-nœuds. Le **couplage avec la biomécanique et l'hydraulique** pourrait ouvrir de **nouvelles pistes de recherche**. Ainsi, des résultats récents sur *Arabidopsis* suggèrent une relation entre l'organogenèse axillaire et la différenciation vasculaire : l'implication des gènes REV, PHB et PHV dans la **formation des axillaires** seraient soit directe soit indirecte **via le développement des éléments vasculaires** (Schmitz et Theres, 2005).

Les travaux actuels sur le contrôle génétique de l'architecture des plantes tentent de différencier les mécanismes spécifiques aux plantes herbacées, de ceux communs avec les plantes pérennes. Mes travaux sur l'élaboration de l'architecture de la pousse de pommier peuvent utilement participer à ce débat. Ainsi, sur le plan des **concepts de base** la notion classique de « **dominance apicale** » est souvent retenue comme cadre de régulation de la croissance axillaire (Benett et Leyser, 2006). L'analyse de cette dernière se réduit d'ailleurs le plus souvent à un système présence/absence d'une ramification (ex. « shoot branching » ; Wang et Li, 2006). Or la notion de dominance apicale qui caractérise l'inhibition par l'apex en croissance des ramifications axillaires sous-jacentes (Cline et Sadeski, 2002) ne s'applique en théorie qu'à la syllepsie et est donc **insuffisante pour analyser la richesse de l'expression axillaire proleptique** (bourgeon latent, inflorescence, rameau végétatif) **d'un système ramifié pérenne**. Par ailleurs, le déterminisme du type d'axillaire est peu discuté, probablement à cause des modèles végétaux considérés (*Arabidopsis*, *Antirrhinum*...) caractérisé par la succession de deux phases nettement déterminées, végétative et reproductive. Enfin si les hypothèses hormonales restent prioritaires dans l'interprétation de la croissance axillaire, **l'architecture pérenne présente des spécificités par rapport aux modèles herbacés**. Ainsi, l'hypothèse du rôle inhibiteur de TAA sur la croissance axillaire explique bien l'absence de ramification sur l'unité de croissance en cours. Mais elle ne permet pas d'expliquer le démarrage de bourgeons axillaires sur l'unité de croissance sous-jacente, sous l'arrêt de croissance hivernal (Cline *et al.*, 2006), ou même, dans la cas d'une pousse ayant développée plusieurs unités de croissance dans une même saison de végétation, sous un arrêt de croissance intra-annuel. Or cet aspect est déterminant pour l'élaboration de l'architecture de la pousse puisque ces ramifications sont souvent des sites d'initiation florale.

⁴⁵ Thème travaillé plus particulièrement par E Costes et JJ Kelner (équipe AFEF). Il porte sur l'étude de l'héritabilité des caractères architecturaux et la recherche de QTL menée en parallèle avec la recherche de gènes candidats. Les travaux sont menés en collaboration avec l'UMR GenHort (Angers)

Conclusion

1 - Un parcours scientifique personnel...

L'architecture de l'arbre demeure le coeur de mon activité scientifique. Cette dernière a toutefois beaucoup évolué au cours des quelques 20 dernières années : des plantes forestières tropicales aux espèces fruitières de climat tempéré, d'une approche fondamentale centrée sur la floraison dans l'architecture de la plante (thème de ma thèse) vers une approche aux interfaces entre architecture *stricto sensu* et d'autres domaines de recherche. Ainsi mes travaux sur **l'organisation architecturale de l'arbre** et sa **dynamique de mise en place** ont débouché sur la caractérisation du **microclimat** en relation avec la **qualité du fruit** et l'impact des **bio-agresseurs**. Au cours de ce parcours j'ai confirmé l'intérêt de **l'analyse architecturale comme outil d'investigation de la structure de l'arbre et de caractérisation de la diversité génétique**. Ce **caractère opérationnel de l'architecture** permettant la **mise en œuvre d'approches plus explicatives** reste encore, sur le plan international, un **apport original** de mes travaux sur arbres fruitiers.

J'oriente mon **activité scientifique** sur la recherche des mécanismes, notamment autour du **couplage biomécanique-hydraulique**, potentiellement impliqués dans la **mise en place de la ramification**. Sur la base de mes travaux et de ceux développés dans notre équipe, j'engage des collaborations scientifiques avec d'autres champs disciplinaires – biomécanique, hydraulique – dans le cadre d'un **projet co-construit** qui devrait permettre de développer des **angles de recherche nouveaux** et promouvoir une compréhension plus fine des mécanismes en cause.

2 - ... qui contribue aux évolutions du monde agricole et de la société

Recherche et monde agricole sont souvent séparés par un « fossé culturel » : connaissances pointues mais parcellaires pour la première, approche globale et donc confrontation à la complexité des interactions pour le second. Or pour un organisme tel que l'INRA la **nécessité de développer les liens entre recherche, innovation et développement**, demeure une **priorité**⁴⁶. Ces liens vont au-delà des développements sur la biologie de l'arbre : la **collaboration avec les sciences sociales** permet d'analyser les processus de transfert d'information entre chercheur, technicien et professionnel, et l'appropriation par ce dernier des résultats de recherche. Ce travail peut utilement repérer les points de décalage entre les partenaires et proposer des pistes de collaboration plus efficaces⁴⁷.

Le développement de **synergies entre compétences complémentaires**, entre chercheurs mais aussi entre chercheurs et praticiens, constitue le **moteur d'une recherche innovante** en prise avec les objectifs de recherche finalisée qui caractérisent l'INRA. La place prise depuis plusieurs années par des **réseaux pluridisciplinaires de recherche** traduit très clairement les évolutions de fond de la recherche vers des **problématiques plus intégrées** (aux niveaux des méthodologies et des problématiques ; ex., Agriculture Durable en lien avec les sciences sociales). Au niveau montpelliérain par exemple, le projet de RTRA « Recherche Agronomique et Développement Durable, Sud et Méditerranée » a pour ambition de **fédérer et d'intégrer dans un contexte agronomique finalisé des connaissances académiques**. **C'est dans cette dynamique que j'inscris ma recherche, aux plans local, national et international.**

⁴⁶ « Document d'orientation 2006-2009 – La recherche aujourd'hui pour l'agronomie de demain », INRA, janvier 2006, 60p

⁴⁷ C'est un thème fort du sujet de thèse (titre provisoire : « Repenser le rapport professionnel à la nature dans une agriculture industrielle ») de R Paratte que j'ai co-encadré en Maîtrise et DEA (cf **Formation et Encadrement**) pour ses travaux sur les réseaux de recherche-développement MAFCOT

Annexes

Annexe 1 – Références citées

dont personnelles non listées dans Travaux et publications

- Allen, MT, P Prusinkiewicz, TM DeJong. 2005. Using L-systems for modeling source-sink interactions, architecture and physiology of growing trees : the L-PEACH model. *New Phytologist* 166: 869-880.
- Alméras, T, É Costes, JC Salles. 2004. Identification of biomechanical factors involved in stem shape variability between apricot tree varieties. *Annals of Botany* 93: 455-468.
- Alvarez, N, RJ Meeking, DWR White. 2006. The origin, initiation and development of axillary shoot meristems in *Lotus japonica*. *Annals of Botany* 98: 953-964.
- Barnola, P, JJ Crabbé. 1993. L'activité cambiale, composante active ou passive dans les réactions de croissance de l'arbre ? *Acta Botanica Gallica* 140(4) : 403-412.
- Bennett, T, O Leyser. 2006. Something on the side: axillary meristems and plant development. *Plant Molecular Biology* 60: 843-854.
- Bernhard, R. 1961. Mise à fruits et alternance chez les arbres fruitiers. p. 91-116. Congrès pomologiques. INRA. Paris.
- Beveridge, CA. 2006. Axillary bud outgrowth: sending a message. *Current Opinion in Plant biology* 9: 35-40.
- Booker, J, S Chatfield, O Leyser. 2003. Auxin acts in xylem-associated or medullary cells to mediate apical dominance. *The Plant Cell* 15 : 495-507.
- Brunel, N, N Leduc, P Poupard, P Simoneau, JC Mauget, JD Viéumont. 2002. KNP2, a class I KN1-like gene is a negative marker of bud growth potential in apple trees (*Malus domestica* [L.] Borkh.). *Journal of Experimental Botany* 53: 2143-2149.
- Champagnat, P. 1947. Les principes généraux de la ramification des végétaux ligneux. *Revue Horticole* 30 : 335-341.
- Champagnat, P, JJ Crabbé. 1974. Morphogenetical constraints and training of fruit trees. XIXth International Congress, Warszawa, 11-18 sept. 1974, pp 125-136.
- Chanson, B. 1992. Dynamique de l'élaboration du bois : nature et disposition dans la structure arborée. Séminaire Architecture Structure Mécanique de l'Arbre, ASMA, Paris, décembre 1992, pp 39-55.
- Cline, MG, K Sadeski. 2002. Is auxin the repressor signal of branch growth in apical control? *American Journal of Botany* 89: 1764-1771.
- Cline, MG, C Oh. 2006. A reappraisal of the role of abscisic acid and its interaction with auxin and apical dominance. *Annals of Botany* 98: 891-897.
- Cline, MG, M Yoders, D Desai, C Harrington, W Carlson. 2006. Hormonal control of second flushing in Douglas-fir shoots. *Tree Physiology* 26: 1369-1375.
- Cochard, H, S Coste, B Chanson, JM Guelh, E Nicolini. 2005. Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology* 25: 1545-1552.
- Cook NC, DU Bellstedt. 2001. Chilling response of 'Granny Smith' apple lateral buds inhibited by distal shoot tissues. *Scientia Horticulturae* 89: 299-208.
- Cook, NC, DU Bellstedt, G Jacobs. 2001. Endogenous cytokinin distribution patterns at budburst in Granny Smith and Braeburn apple shoots in relation to bud growth. *Scientia Horticulturae* 87: 53-63.
- Costes, É, JC Salles, G Garcia. 2001. Growth and branching pattern along the main axis of two apple cultivars grafted on two different rootstocks. *Acta Horticulturae* 557: 131-138.
- Costes, É, Y Guédon. 2002. Modelling branching patterns on 1-year-old trunks of six apple cultivars. *Annals of Botany* 89: 513-524.
- Costes, É, H Sinoquet, JJ Kelner, C Godin. 2003. Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Annals of Botany* 91: 91-104.
- Coutand, C, B Moulia. 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: local strain sensing and spatial integration of the signal. *Journal of Experimental Botany* 51: 1825-1842
- Coutand, C, JL Julien, B Moulia, JC Mauget, D Guitard. 2000. Biomechanical study of the effect of a controlled bending on tomato stem elongation: global mechanical analysis. *Journal of Experimental Botany* 51: 1813-1824
- Crabbé, J. 1987. Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative. I. R. S. I. A., Bruxelles, Belgique.
- Crabbé, J, JA Escobedo-Alvarez. 1991. Activités méristématiques et cadre temporel assurant la transformation florale des bourgeons chez le Pommier (*Malus x domestica* Borkh., cv. Golden

- Delicious). p. 369-379. In: C Edelin (ed.), L'Arbre, Biologie et développement, 2ème Colloque International sur l'Arbre. Montpellier, France. Hors Série.
- Crabbé, JJ. 1994. Morphogenesis and training of trees: questions from physiology to biomechanics. *Biomimetics* 2(3): 193-197.
- Cristoferi, G, M Giachi. 1964. Effetti della curvatura sulla conducibilità idrica e sulla struttura anatomica dei rami di melo. *La Ricerca Scientifica*, Anno 34, 4: 3-16.
- Davenport, TL. 2000. Process influencing floral initiation and bloom: the role of phytohormones in a conceptual flowering model. *HortTechnology* 10: 733-739.
- Du Plooy, P, G Jacobs, NC Cook. 2002. Quantification of bearing habit on the basis of lateral bud growth of seven pear cultivars grown under conditions of inadequate winter chilling in South Africa. *Scientia Horticulturae* 95(3):185-192.
- Faust M, A Erez, LJ Rowland, SY Wang, HA Norman. 1997. Bud dormancy in perennial fruit trees: physiological basis for dormancy induction, maintenance, and release. *HorstScience* 32: 623-629.
- Faÿ de, E, V Vacher, F Humbert. 2000. Water-related phenomena in winter buds and twigs of *Picea abies* L. (Karst.) until bud-burst: a biological, histological and NMR study. *Annals of Botany* 86: 1097-1107.
- Feucht, W. 1976. Fruitfulness in Pome and Stone fruits. Washington State University, Extension Bulletin 665: 1-32.
- Fisher, JB, JW Stevenson. 1981. Occurrence of reaction wood in branches of Dicotyledons and its role in tree architecture. *Botanical Gazette* 142: 82-95
- Forshey, CG, DC Elfving, RL Stebbins. 1992. Training and pruning apple and pear trees. American Society for Horticultural Science. Alexandria (VA), USA.
- Foster, T, R Johnston, A Seleznyova. 2003. A morphological and quantitative characterization of early floral development in apple (*Malus domestica* Borkh.). *Annals of Botany* 92: 199-206.
- Fredericksen, TS, RL Hendsen, SA Williams. 1994. Effect of stem bending on hydraulic conductivity and wood strength of loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 442-446.
- Givnish, TJ. 1995. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. In : BL Gartner (ed.), *Plant Stems*, Academic Press, New-York.
- Guédon, Y, D Barthélémy, Y Caraglio, E Costes. 2001. Pattern analysis in branching and axillary flowering sequences. *Journal of Theoretical Biology* 212:481-520.
- Hallé, F, RAA Oldeman, PB Tomlinson. 1978. Tropical trees and forest. An architectural analysis. Springer Verlag, New York.
- Hampson, CR, HA Quamme, F Kappel, RT Brownlee. 2004. Varying density with constant rectangularity: I. Effects on apple tree growth and light interception in three training systems over ten years. *HortScience* 39(3): 501-506.
- Han, HH, C Coutand, PÉ Lauri. 2006. Lateral development as influenced by bud position- Reassessment on apple shoots bent during active growth and in the following winter. IHC Séoul, Corée du Sud, août 2006. *Acta Horticulturae* (à paraître).
- Jaffe, MJ, AC Leopold, RC Staples. 2002. Thigmo responses in plants and Fungi. *American Journal of Botany* 89: 375-382.
- Ketchie, DO, RP Covey, CH Klaren. 1978. Dead spur disorder of 'delicious' apple trees. *HortScience* 13(3):282-283.
- Kim, SH, KA Shackel, JH Lieth. 2004. Bending alters water balance and reduces photosynthesis of rose shoots. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 129: 896-901.
- Klaren, CH, DO Ketchie. 1979. Growth pattern of 'Delicious' apple trees with dead spur disorder. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 104: 384-386.
- Labuschagné, IF, JH Louw, K Schmidt, A Sadie. 2003. Selection for increased budbreak in apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 128: 363-373.
- Larson PR, TD Pizzolato. 1977. Axillary bud development in *Populus deltoides*. I. Origin and early ontogeny. *American Journal of Botany* 64:835-848.
- Lauri, PÉ. 1991. Données sur l'évolution de la ramification et de la floraison du pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch) au cours de sa croissance. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 13ème Série 11 : 95-103.
- Lauri, PÉ, JM Lespinasse. 1993. The relationship between cultivar fruiting type and fruiting branch characteristics in Apple trees. *Acta horticulturae* 349: 259-263.
- Lauri, PÉ, É Costes. 1995. Processus de croissance et ramification anticipée chez le Pêcher (*Prunus persica* (L.) Batsch). Colloque A.I.P. Architecture des arbres fruitiers et forestiers, Montpellier, Novembre 1993. "Les colloques" INRA éditions n° 74 : 61-67.

- Lauri, PÉ, JM Lespinasse, F Laurens. 1997. What kind of morphological traits should be sought in apple seedling progenies in order to select regular bearing cultivars? *Acta Horticulturae* 451: 725-729.
- Lauri, PÉ, É Costes, A Belouin. 2002. European Pear architecture and fruiting branch management. An overview of an INRA French research program. *Acta Horticulturae* 596: 621-626.
- Lauri, PÉ, M Willaume, G Larrive, JM Lespinasse. 2004. The concept of centrifugal training in apple aimed at optimizing the relationship between growth and fruiting. *Acta Horticulturae* 636: 35-42.
- Lauri, PÉ, É Costes. 2005. Progress in Whole-Tree Architectural Studies for Apple Cultivar Characterization at INRA, France - Contribution to the Ideotype approach. *Acta Horticulturae* 663: 357-362.
- Lauri, PÉ, X Crété, G Ferré. 2007. Centrifugal training in apple - Appraisal of a two-year experiment on cv. 'Galaxy' in southeast France. *Acta Horticulturae* 732: 391-396.
- Lespinasse, JM. 1977. La conduite du Pommier. I - Types de fructification. Incidence sur la conduite de l'arbre. I.N.V.U.F.L.E.C. Paris.
- Leyser, O. 2003. Regulation of shoot branching by auxin. *Trends in Plant Science* 8(11): 541-545.
- Little, CHA, MB Lavigne. 2002. Gravimorphism in current-year shoots of *Abies balsamea*: involvement of compensatory growth, indole-3-acetic acid transport and compression wood formation. *Tree Physiology* 22: 311-320.
- Maguylo, K, PÉ Lauri. 2007. Growth and Fruiting Characteristics of Eight Untrained Genotypes Assessed on Both M.9 and Own-Rooted Trees in Southern France. *Acta Horticulturae* 732: 93-99.
- Mehri, H, J Crabbé. 2002. Processus de développement génératif chez le pommier cv Golden delicious. *Biotechnologie, Agronomie, Sociologie et Environnement*, 6(1): 51-60.
- Meilan, R. 1997. Floral induction in woody angiosperms. *New Forest* 14: 179-202.
- Mitchell, CA, PN Myers. 1995. Mechanical stress regulation of plant growth and development. *Horticultural Reviews* 17: 1-42.
- Moulia, B, C Coutand, C Lenne. 2006. Posture control and skeletal mechanical acclimation in terrestrial plants: implications for mechanical modeling of plant architecture. *American Journal of Botany* 93: 1477-1489.
- Naor, A, M Flaishman, R Stern, M Aharon, A Erez. 2003. Temperature effects on Dormancy completion of vegetative buds in apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 128(5): 636-641.
- Niklas, KJ, Spatz HC, Vincent J. 2006. Plant biomechanics: an overview and prospectus. *American Journal of Botany* 93: 1369-1378.
- Novoplansky, A. 2003. Ecological implications of the determination of branch hierarchies. *New Phytologist* 160: 111-118.
- Pearcy, RW, H Muraoka, F Valladares. 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. *New Phytologist* 166(3): 791-800.
- Pilate, G, B Chabbert, B Cathala, A Yoshinaga, JC Leplé, F Laurans, C Lapierre, K Ruel. 2004. Lignification and tension wood. *C.R. Biologies* 327: 889-901.
- Planchon, V, JJ Claustriau, J Crabbé. 2003a. Description et modélisation de la croissance et du développement du pommier (*Malus domestica* Borkh.) I - Structure la plus probable de l'arbre jeune. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement* 7(1): 34-49.
- Planchon, V, JJ Claustriau, J Crabbé. 2003b. Description et modélisation de la croissance et du développement du pommier (*Malus domestica* Borkh.) II- Caractéristiques et distribution spatiale et temporelle des sites de floraison. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement* 7(2): 99-110.
- Pratt, C. 1988. Apple Flower and fruit: morphology and anatomy. *Horticultural Reviews* 10: 273-308.
- Ruelle, J, B Clair, J Beauchêne, MF Prévost, M Fournier. 2006. Tension wood and opposite wood in 21 tropical rain forest species. *IAWA Journal* 27, 341-376.
- Salisbury, FB. 1993. Gravitropism: changing ideas. *Horticultural Reviews* 15 : 233-278.
- Schmitz, G, K Theres. 1999. Genetic control of branching in *Arabidopsis* and tomato. *Current Opinion in Plant Biology* 2: 51-55.
- Schmitz, G, K Theres. 2005. Shoot and inflorescence branching. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 506-511.
- Scurfield, G, AB Wardrop. 1962. The nature of reaction wood. VI – The reaction anatomy of seedlings of woody perennials. *Australian Journal of Botany* 10: 93-105.
- Seleznyova, A, G Thorp, M White, S Tustin, É Costes. 2003. Application of architectural analysis and AMAPmod methodology to study dwarfing phenomenon: the branch structure of 'Royal Gala' apple

- grafted on dwarfing and non-dwarfing rootstock/interstock combinations. *Annals of Botany* 91: 665-672.
- Shimizu-Sato, S, H Mori. 2001. Control of outgrowth and dormancy in axillary buds. *Plant Physiology* 127:1405-1413.
- Slaton, MR, ER Hunt, WK Smith. 2001. Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany* 88: 278-284.
- Smith, H, PF Wareing. 1966. Apical dominance and the effect of gravity on nutrient distribution. *Planta* 70: 87-94.
- Sprugel, DG. 2002. When branch autonomy fails: Milton's law of resource availability and allocation. *Tree Physiology* 22: 1119-1124.
- Taneda, H, M Taten. 2004. The criteria for biomass partitioning of the current shoot: water transport versus mechanical support. *American Journal of Botany* 91: 1949-1959.
- Telewski, FW. 2006. A unified hypothesis of mechanoperception in plants. *American Journal of Botany* 93: 1466-1476.
- Tromp, J. 1970. Shoot orientation effects on growth and flower bud formation in apple. *Acta Botanica Neerlandica* 19: 535-538.
- Veierskov, V, Rasmussen HN, Eriksen B, Hansen-Moller J. 2007. Plagiotropism and auxin in *Abies nordmanniana*. *Tree Physiology* 27:149-153
- Wang, Y, J Li. 2006. Genes controlling plant architecture. *Current opinion in Biotechnology* 17:123-129.
- Wareing, PF, TA Nasr. 1961. Gravimorphism in trees. I - Effects of growth and apical dominance in fruit trees. *Annals of Botany* 99: 321-340.
- White, J. 1979. The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109-145.

Annexe 2 – Acronymes d'organismes et de programmes non définis dans le texte

ADD : Agriculture et Développement Durable, programme fédérateur en recherche et recherche-développement

AFEF : équipe de recherche Architecture et Fonctionnement des Espèces Fruitières, de l'UMR **BEPC**

AIP : Action Incitative sur Programmes

AMAP : Atelier de Modélisation de l'Architecture des Plantes

ANR : Agence Nationale de la Recherche

AT : Action Transversale INRA

ATP : Action Thématique Prioritaire

BEPC : UMR INRA – AGRO.M – CIRAD – IRD – UMII, Biologies des Espèces Pérennes Cultivées

CEHM : Centre Expérimental Horticole de Marsillargues

CIRAD : Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement

CNERTA : Centre National d'Etudes et de Ressources en Technologies Avancées

Ctifl : Centre Interprofessionnel des Fruits et Légumes

DAP : Développement et Amélioration des Plantes

EHESS : Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales

EMBRAPA : Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária ; Organisme de recherche

ENESAD : Etablissement National d'Enseignement Supérieur Agronomique de Dijon

EPAGRI : Empresa de Pesquisa Agropecuaria e Extensao Rural de Santa Catarina, Brésil ; Organisme de recherche-expérimentation

FLHOR : ancien département du Cirad : productions Fruitières et HORTICOLES

GAP : Département de recherche INRA, Génétique et Amélioration des Plantes

IFR : Institut Fédératif de Recherche

IRD : Institut de Recherche pour le Développement. Anciennement **ORSTOM**

ISAFRUIT : Increasing Fruit consumption through a trans disciplinary approach leading to High quality produce from environmentally safe, sustainable methods, Projet Intégré dans le cadre du 6ème PCRD

ISHS : International Society for Horticultural Science

ONIOL : Office National Interprofessionnel des OLéagineux

ORSTOM : Office de la Recherche Scientifique et Technique d'Outre-Mer. Devenu **IRD**

PAPILLE : Protection des Arbres à Pépins Intégrant Les Limitations des Epidémies, un des programmes de l'AT **PIC**

PERSYST : un des 3 départements actuels du CIRAD, **PER**formance des **SYST**èmes de production et de transformation Tropicaux

PFI : Production Fruitière Intégrée

PIAF : UMR, Physiologie Intégrée de l'Arbre Fruitier et Forestier, Clermont-Ferrand

PIC : Protection Intégrée des Cultures, AT INRA

PSH : Plantes et Systèmes de Culture Horticoles, Avignon

RTRA : Réseau Thématique de Recherche Avancée

SAD : département de recherche INRA, Sciences pour l'Action et le Développement

SPE : département de recherche INRA, Santé des Plantes et Environnement

UERI : Unité Expérimentale de Recherche Intégrée, Gotheron

VP : Virtual Plant, équipe composante de **DAP**